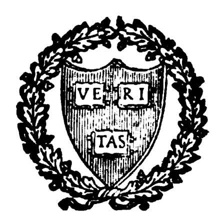



VE RI
TAS

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

---

Zweiunddreissigster Band

Mit 13 lithographirten Tafeln und 16 Textabbildungen

Berlin 1898

Verlag von Gebrüder Borntraeger

Inhalt

Verzeichniss der Tafeln.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.

Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze.

Von

Georg Klebs.

In meinem Werke „Ueber die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen" versuchte ich die äusseren Einflüsse nachzuweisen, welche für die Bildung der verschiedenartigen Fortpflanzungsprocesse einiger gemeiner Schimmelpilze nothwendig sind. Die gewonnenen Resultate, ebenso die vielen ungelösten Probleme forderten dazu auf, andere Vertreter der Pilze einer ähnlichen Untersuchung zu unterwerfen. Sehr wichtige Fragen, wie die nach den Bedingungen der Conidienbildung konnten nur hypothetisch beantwortet werden. Auch war kein Pilz mit ausgesprochenem Geschlechtsprocess auf die ihn nothwendig bedingenden, äusseren Einflüsse geprüft worden. Ich werde in einigen aufeinander folgenden kleinen Abhandlungen die Resultate meiner Studien veröffentlichen.

I.

Sporodinia grandis Link.

Mit 2 Textfiguren.

Diese Mucorinee gehört zu den relativ gut bekannten Pilzen, die sehr häufig beschrieben und abgebildet worden sind, so dass ich auf eine nähere Beschreibung nicht einzugehen brauche; ich verweise auf die Arbeiten von De Bary (64), van Tieghem (75 und 76), Brefeld (75 und 81)), Léger (95) u. a. Die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane (Fig. 1) bestehen in kräftigen Trägern, die sich dichotom verzweigen und an den Enden der Zweige rundliche Sporangien bilden, deren Bau dem der *Mucor*-Arten entspricht. Die Zygoten entstehen an Lufthyphen, die, den Sporangienträgern homolog, als dichotom verzweigte Fäden auftreten (Fig. 2 *A*). An einzelnen der spitz endigenden Zweige bilden sich seitliche Ausstülpungen, die gegeneinander wachsen und wie bei *Mucor Mucedo* durch Verschmelzung der als Zellen abgetrennten Enden die Zygote (Fig. 2 *B*) erzeugen.

Nicht selten ereignet es sich, dass eine einzelne Ausstülpung für sich allein eine Parthenospore bildet (Fig. 2 *C*). Die Vorgänge der Ausbildung der Zygoten sind von Léger (95) eingehend untersucht worden; er hat das Verhalten der Zellkerne näher verfolgt. Indessen verlangen seine Angaben dringend eine Nachprüfung, da das Schick-

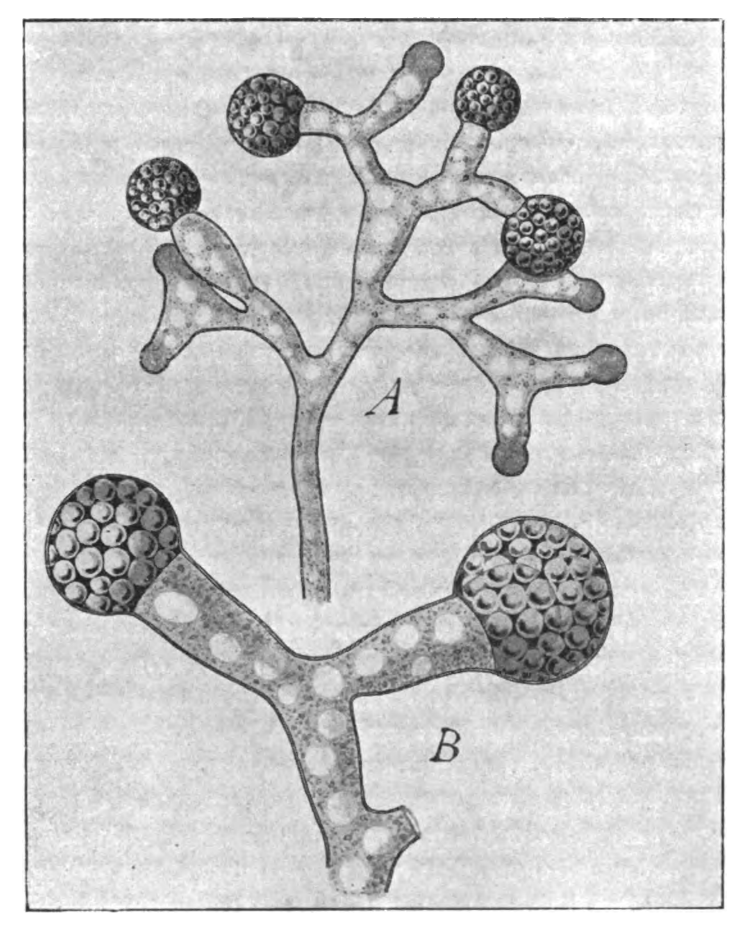


Fig. 1.[1]) *Sporodinia grandis.* Ungeschlechtliche Fortpflanzung. *A* Sporangienträger mit reifen und zum Theil entleerten Sporangien; die übrig bleibenden Columellen sind dunkler gefärbt. *B* Ein Zweig stärker vergrössert; an dem Sporangium rechts sieht man die Columella durchschimmern.

sal der Zellkerne bei der Reife der Zygoten, ihr Auftreten bei deren Keimung sonderbar und unaufgeklärt erscheint.

1) Die Zeichnungen für die beiden Figuren verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Dr. Götz.

Meine eigene Untersuchung beschränkt sich auf die Erforschung der physiologischen Bedingungen der Sporangien- und Zygotenbildung. In dieser Beziehung finden sich einige wichtige Angaben bei van Tieghem (76). Dieser Forscher hat gegenüber Brefeld

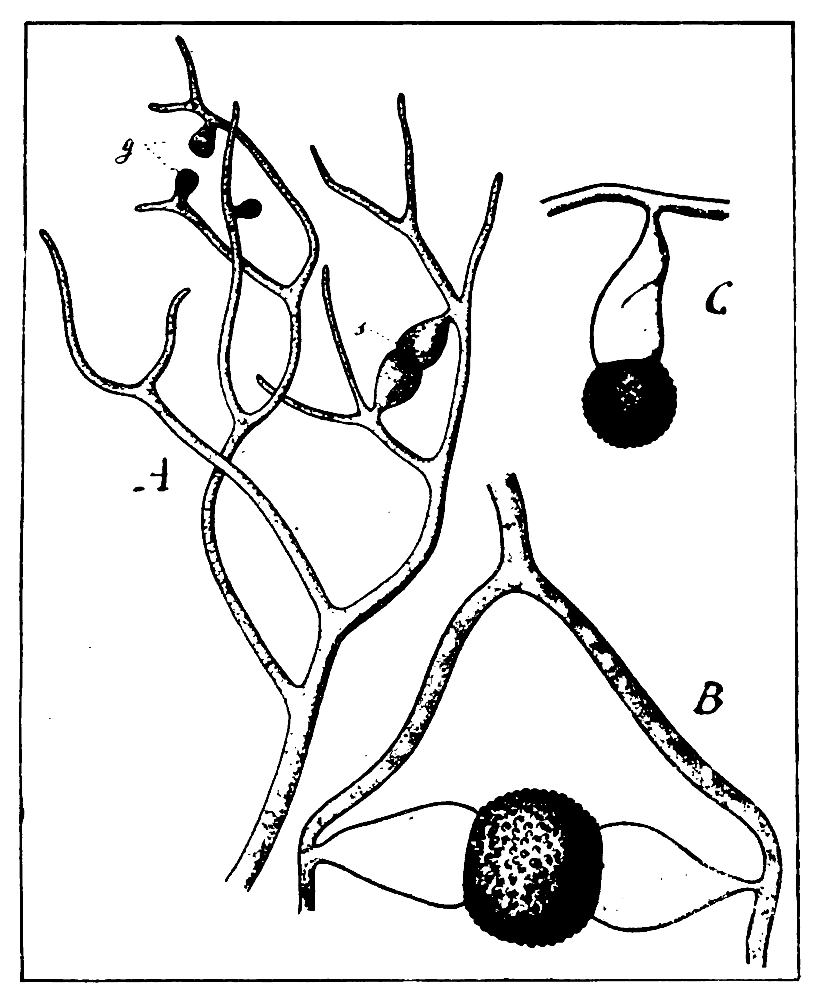


Fig. 2. *Sporodinia grandis.* Geschlechtliche Fortpflanzung. *A* Ein Zygotenträger mit jungen Geschlechtskeulen (*g*) und eben aufeinander treffenden (*s*). *B* Reife Zygote, getragen von den beiden Suspensoren. *C* Eine Parthenospore.

(75, S. 11) mit Nachdruck betont, dass die Fortpflanzungsprocesse von *Sporodinia* von äusseren Bedingungen abhängig sind, und dass es gelingt, bald nur Sporangien-, bald nur Zygotenbildung

herbeizuführen. Auf Grund einiger Versuche kommt van Tieghem (76, S. 322) zu dem Resultat, dass eine Verminderung des Sauerstoffgehaltes das Auftreten der Geschlechtsorgane bedingt. Da van Tieghem bei der Art seiner Versuche keineswegs andere mitwirkende Einflüsse ausgeschlossen hatte, so lag für mich die Frage noch offen, welche äusseren Bedingungen die wirklich wesentlichen sind.

Für meine Untersuchungen war es nothwendig, den Pilz in bequemer und sicherer Weise kultiviren zu können. In der freien Natur wächst *Sporodinia* ausschliesslich auf modernden Hutschwämmen. De Bary und van Tieghem haben ihn daher auf solchen Pilzen kultivirt. Brefeld (75, S. 9) macht die Angabe, dass *Sporodinia* auch auf Brot gut gedeiht, das mit Bierwürze getränkt ist. Ich überzeugte mich bald, dass der Pilz ausgezeichnet auf verschiedenartigen künstlichen Substraten wächst. Die Grösse seiner Fortpflanzungsorgane, die mit blossem Auge leicht zu erkennen sind, die Geschwindigkeit im Wachsthum und in der Ausbildung von Sporangien und Zygoten machen diesen Pilz zu einem vortrefflichen Object für meine Untersuchungen. In der Darstellung will ich die beiden Fortpflanzungsorgane nicht getrennt, sondern im Zusammenhange behandeln, da gerade ihr Verhältniss zu den gleichen äusseren Bedingungen besonderes Interesse erweckt. Ich werde folgende Punkte besprechen:

I. Der Einfluss der Feuchtigkeit und des Sauerstoffs.
II. Der Einfluss des Nährsubstrates.
III. Der Einfluss der Temperatur und des Lichtes.
IV. Die Bildung der Parthenosporen.
V. Zusammenfassung und Allgemeines.

I. Der Einfluss der Feuchtigkeit und des Sauerstoffs.

In meiner Arbeit über *Eurotium repens* habe ich eine Erklärung für die bekannte Erscheinung zu geben versucht, dass die Conidien- resp. Sporangienträger vieler Pilze sich nur in der Luft, nicht innerhalb einer Flüssigkeit ausbilden. Ich habe angenommen, dass die Transpiration der in der Luft befindlichen Pilzhyphen den wichtigsten Anlass für ihre Umwandlung in die Conidienträger abgebe. Ich begründete meine Ansicht mit dem Hinweis darauf, dass die wesentlichen Bestandtheile der Luft, Stickstoff, Sauerstoff, Kohlensäure keinen ent-

scheidenden Einfluss ausüben können. Man musste schon deshalb annehmen, dass der verschiedene Aggregatzustand des Wassers in Luft und in Flüssigkeit das Verhalten der Pilzhyphen bedinge. Wenn ein Pilzfaden sich aus der Flüssigkeit in die Luft erhebt, so liegt auf einmal die Nothwendigkeit für ihn vor, Wasserdampf abzugeben. Wir wissen aus zahlreichen Untersuchungen, wie tiefgreifend die Transpiration auf die ganze Gestaltung höherer Pflanzen einwirkt. Es ist nicht im Mindesten wunderbar, dass für die Pilze die Transpiration zum Mittel wird, die Bildung der für die Verbreitung in der Luft dienenden Fortpflanzungsorgane zu veranlassen. Eine directere Stütze für meine Anschauung entnahm ich der deutlichen Abhängigkeit der Conidienträger von der physikalischen Beschaffenheit des Substrates. Die Untersuchung ergab, dass die Bildung reifer, normaler Conidienträger nur dann bei *Eurotium* stattfindet, wenn die Wasseraufnahme durch das Mycelium, sei es in Folge geringen Wassergehaltes des Substrates, sei es in Folge stark osmotisch wirkender Zusätze bis zu einem gewissen Grad beschränkt wird. In allen Fällen, wo die Wasseraufnahme sehr lebhaft ist, so dass ein starker Wurzeldruck vorausgesetzt werden muss, der die etwa noch stattfindende Transpiration in ihren Wirkungen auf die Zellen aufhebt, werden die Conidienträger abnorm oder überhaupt nicht ausgebildet. Der Nachweis, dass Transpiration erfolgen muss, damit die Bildung der Conidien geschieht, konnte nicht geliefert werden. Andererseits war die Annahme berechtigt, dass auch in anscheinend dampfgesättigter Luft stets Transpiration stattfinden könne, weil die Pilze in Folge ihrer lebhaften Athmung im Stande sind, sich eine höhere Temperatur als die der umgebenden Luft zu schaffen.

Es lag mir viel daran, meine Hypothese auf ihren Werth hin zu prüfen; ich wählte *Sporodinia grandis*, weil sich in der Literatur die Angabe fand, dass die Bildung der Sporangienträger ganz unterdrückt werden kann. Besonders deutlich geht diese Thatsache aus den Versuchen van Tieghem's (76, S. 322) hervor. Er besäte drei Hüte von *Agaricus campestris* mit den Sporen von *Sporodinia* und brachte den einen (I) in ein Gefäss, durch welches von unten nach oben ein Strom feuchter Luft geleitet wurde. Der zweite Hut (II) befand sich in einer verschlossenen Flasche, der dritte (III) auf einem Uhrglas in einer Untertasse, die mit einer Glasscheibe bedeckt war. Auf Hut I erschienen nur Sporangien, auf Hut II nur Zygoten, auf Hut III in der Mitte Zygoten, während vom

Rande aus Pilzfäden bis zur Glasscheibe aufstiegen und zwischen Glas und Tassenrand Sporangien bildeten. Van Tieghem schliesst aus seinen Versuchen, dass der Mangel an Sauerstoff im Versuch II und theilweise auch im Versuch III die Zygotenbildung veranlasst habe. Diese Versuche beweisen sehr wenig, weil van Tieghem gar nicht daran gedacht hat, dass noch andere Einflüsse denkbar und zu prüfen wären. Er hat nicht einmal nachgewiesen, dass bei den Versuchen II und III wirklich ein Sauerstoffmangel eingetreten war. Ich vermuthete sofort, dass die Unterdrückung der Transspiration bei dem Ausbleiben der Sporangienbildung eine Rolle gespielt habe. Jetzt kam es darauf an, mit möglichster Sicherheit zu entscheiden, ob die Feuchtigkeit oder der Sauerstoffgehalt den Ausschlag bei dem Auftreten oder Ausbleiben der Sporangienbildung giebt.

Für die Versuche wurden Substrate benutzt, die möglichst günstig zusammengesetzt waren, so dass sowohl Sporangien- wie Zygotenbildung in üppigster Weise erfolgen konnte. Ich wandte hauptsächlich 3 Substrate an, 1. Brot, das mit Pflaumensaft getränkt war, 2. Schnitte der Rübe von *Daucus Carota*, 3. Agar-Pflaumensaft. Am schnellsten entwickeln sich die Zygoten auf dem 2. und 3. Substrat; sie können schon nach 48 Stunden, meistens nach 3—4 Tagen sich zeigen; auf dem Brote dauert es gewöhnlich 1—2 Tage länger. Die Zygoten erscheinen Anfangs als milchigweisse Knötchen, die die Oberfläche der Kultur dicht bedecken und sich nach 24 Stunden zu schwarzen Körpern umwandeln. Bilden sich Sporangien, so erkennt man diese sehr leicht an den höherwachsenden feinverzweigten Hyphen, an denen die zuerst gelblich, später violett-schwärzlich gefärbten Sporangien sichtbar werden. Ich setze für das Folgende stets voraus, dass die Kulturen einer Zimmertemperatur von 16—20° C. ausgesetzt waren.

Das Hauptresultat zahlreicher, übereinstimmender Versuche geht dahin, dass in einer dampfgesättigten Atmosphäre die Sporangienbildung unterdrückt ist und allein Zygotenbildung stattfindet. Um nun einen eventuellen Sauerstoffmangel auszuschliessen, stellte ich den Versuch in folgender Weise an. Ich nahm eine grosse 3 Liter fassende Glasschale, bekleidete die Wände mit Filtrirpapier, welches in das am Boden befindliche Wasser tauchte; ich legte über die Schale einen Glasdeckel, der ebenfalls mit feuchtem Filtrirpapier auf der Innenseite bedeckt war. Nach der Sterilisation stellte ich in die Schale ein kleines offenes Becherglas mit einem Stückchen

Brot, das vorher sterilisirt und geimpft worden war. Unter diesen Umständen entstanden keine Sporangien, sondern nur Zygoten, deren Bildung lange Zeit fortging, bis zur Erschöpfung des Nährmaterials. Um ein Beispiel anzuführen, bemerke ich, dass auf einem mit Pflaumensaft getränkten Brot die ersten Zygoten nach 5 Tagen auftraten und dass täglich neue entstanden bis zum 16. Tage. Das Luftmycelium entwickelte sich dabei in auffallend starkem Grade.

In anderen Versuchen benutzte ich Agar-Pflaumensaft; ich füllte von diesem geringe, genau abgemessene Mengen von 5, 10, 20 ccm in kleine Gläschen, und stellte je eines unbedeckt in eine grosse, 4 Liter fassende, feuchte Kammer. Auch hier traten nur Zygoten auf, und selbst dann, als ich nur 2 ccm Agar benutzte. In diesen Versuchen konnte bei der Grösse des Luftraumes, des nicht gehinderten Luftzutritts von aussen, der Kleinheit des die Zygoten bildenden Myceliums von einem Sauerstoffmangel absolut nicht die Rede sein. Die Zygoten traten auf, weil die Luft mit Feuchtigkeit gesättigt, die Transpiration zu beschränkt war. Um den Luftzutritt zu befördern, ohne an dem Versuch sonst etwas zu ändern, brachte ich in eine solche feuchte Kammer neben das kleine Kulturgefäss eine Schale mit concentrirter Kalilauge. Die durch die Athmung des Pilzes entstehende Kohlensäure wurde durch das Kali absorbirt, es musste allmählich die Luft verdünnt und dadurch ein Eindringen frischer, sauerstoffhaltiger Luft von aussen veranlasst werden. Das Resultat war kein anderes als in früheren Versuchen. Man kann den Sauerstoffzutritt noch mehr erleichtern, man braucht nur das Gläschen mit dem Brot durch einen fest eingeklemmten feuchten Pappdeckel zu verschliessen, welcher zahlreiche kleine Löcher enthält. Die äussere Luft kann ungehindert durch diese hineintreten, die Innenluft bleibt trotzdem sehr feucht, — es treten nur Zygoten auf.

Der entscheidende Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Entstehung der Fortpflanzungsorgane geht noch klarer aus Versuchen hervor, in denen frisches Brot benutzt wurde. Dieses Substrat gehört zu den relativ trockenen, weil der Wassergehalt, in Folge der Anziehung der Stärke zum Wasser, dem Mycelium nicht zur bequemen Verfügung steht. Es dauert daher etwas länger, bis das Mycelium auf dem Brote sich ausbreitet. Man nimmt nun 2 Bechergläser von 100 ccm Inhalt, bringt in jedes ein Stück Brot, sterilisirt und impft. Man lässt die beiden Gläser, mit Uhrschälchen lose bedeckt, einige Tage stehen, bis man das Mycelium

sehen kann. Dann stellt man das eine Glas in eine grosse feuchte Kammer, das andere in eine gleiche aber trockene Kammer. Die in feuchter Luft befindliche Kultur zeigt nur Zygoten, die in relativ trockener Luft befindliche nur Sporangienträger. Es ist unmöglich anzunehmen, dass, abgesehen von der Feuchtigkeit, bei den beiden ganz gleich angestellten Versuchen ein Unterschied im Sauerstoffgehalt die geringste Bedeutung gehabt habe.

Es ist nun überhaupt unnöthig, bei den genannten Substraten für eine sehr feuchte Atmosphäre besonders zu sorgen. In jedem lose bedeckten Gefäss mit Agar-Pflaumensaft oder Scheiben von *Daucus Carota* treten stets zuerst Zygoten auf, da die Substrate selbst sehr feucht sind und sehr schnell mit Feuchtigkeit gesättigte Luftschichten in ihrer nächsten Umgebung bilden. Ueberlässt man eine solche Kultur sich selbst, so wachsen die Hyphen immer mehr in die Höhe und kommen dann in trocknere Luftschichten, die durch den Spalt zwischen Deckel und Glas mit der Aussenluft im Austausch stehen. Man kann aber in jedem Augenblick Sporangienbildung veranlassen, man hat es völlig in der Hand, durch Regulirung des Wasserdampfgehaltes der Luft, den Pilz zu der Fortpflanzungsweise zu nöthigen, die man haben will. Wenn auf einem, mit Pflaumensaft getränkten Brot, oder auf Rübenschnitten die Zygoten aufgetreten sind, so braucht man nur den Glasdeckel abzunehmen, und in 24 Stunden ist die Kultur mit Sporangienträgern bedeckt. Deckt man von neuem zu, so wird wieder Zygotenbildung veranlasst. Sind auf nicht zu feuchtem Brot gleich Sporangienträger erschienen, so genügt es, die Kultur in eine feuchte Kammer zu stellen, um Zygotenbildung herbeizuführen. Man kann an dem gleichen Brotstück auf der einen Seite Zygoten- und auf der andern Sporangienbildung bewirken. Man stopft ein Stück Brot in eine 3 cm breite, 10 cm lange Glasröhre, doch so, dass das Brot dem einem Ende der Röhre nahe liegt. In den längern Theil der Röhre legt man feuchtes Filtrirpapier hinein. Dann impft man das Brot auf beiden Seiten und stellt die Röhre schief in ein Glas, so dass die Luft in den unteren feuchten Theil hineintreten kann. An der oberen, der trockenen Luft ausgesetzten Seite des Brotes erscheinen die Sporangienträger, an der unteren feuchten die Zygoten.

Agar-Pflaumensaft hält in Folge seiner gallertartigen Beschaffenheit das Wasser relativ fest. Ich stellte z. B. eine Kultur, bei der das Mycelium eben entwickelt war, in einen Exsiccator über Schwefelsäure. Trotz der trockenen Luft zeigten sich nach

2 Tagen noch Zygoten; die Gallerte war noch deutlich feucht und hatte augenscheinlich die Bildung einer feuchten Luftschicht dicht über der Oberfläche bewirkt. Auch wenn nach Erscheinen des Myceliums auf Agar-Pflaumensaft der Deckel der Kultur abgenommen wird, erfolgt häufig noch die Zygotenbildung aus dem gleichen Grunde. Dagegen gelingt der Versuch, reine Sporangienbildung herbeizuführen, wenn man gleich nach der Impfung den Agar-Pflaumensaft unbedeckt stehen lässt. Dann wird durch den beständigen Wechsel neuer, relativ trockener Luftschichten die Umwandlung fast sämmtlicher Lufthyphen in Sporangienträger bewirkt. Legt man auf eine entsprechende Agar-Kultur von vornherein einen Deckel so auf, dass ein breiter Luftspalt an einer Seite frei bleibt, so bilden sich hier die Sporangien, an dem bedeckten Theil dagegen die Zygoten aus.

Wir müssen jetzt der Frage näher treten, welche Rolle einerseits der Wassergehalt des Substrates, andererseits der Wasserdampfgehalt der Luft für die Bildung der Fortpflanzungsorgane spielt. Um die Frage zu beantworten, muss man bei den Versuchen anwenden:

1. ein relativ trocknes Substrat bei grosser Luftfeuchtigkeit;
2. ein relativ feuchtes Substrat bei geringer Luftfeuchtigkeit.

Um das erste zu erreichen, kann man ein Brotstück etwas trocken werden lassen und dann in feuchte Luft versetzen. Doch besteht die Schwierigkeit, dass das Mycelium der Pilze sehr langsam wächst und dass das Brot in der feuchten Luft wieder Wasser an sich zieht. Bei den in solcher Weise angestellten Versuchen trat stets Zygotenbildung auf. Um die Wasseranziehung durch das Brot wenigstens sehr zu beschränken, verfuhr ich in ähnlicher Weise, wie bei den Versuchen mit *Eurotium* (Klebs 96, S. 473), indem ich das Brotstück mit einer dicken Collodiumschicht überzog. Es mussten eine ganze Anzahl solcher Versuche gemacht werden, weil nur bei wenigen ein Wachsthum erreicht werden konnte. Hat man nun ein solches Collodiumbrot mit jungem deutlichem Mycelium und bringt man es in ein einfach zugedecktes trockenes Glas mit kleinem Luftraum, so bilden sich nur Sporangienträger aus. Wenn ein gleiches bedecktes Glas mit Collodiumbrot in einen grösseren feuchten Raum gestellt wird, so entwickelt sich zuerst das Mycelium sehr kräftig; es bilden sich dann Sporangienträger, später an hoch über dem Substrat befindlichen Hyphen

die Zygoten. Das relativ trockene und vor allem wenig ausdunstende Substrat beförderte anfangs die Sporangienbildung, bis dann bei allmählichem Eindringen der Luftfeuchtigkeit die Bildung der Zygoten die Ueberhand gewann.

Man kann auch auf anderem Wege das Substrat relativ trocken für das Mycelium machen, wenn man concentrirte Nährstoffe anwendet. Die Versuche mit flüssigen Nährstoffen, wie sie für *Eurotium* angestellt wurden, lassen sich für *Sporodinia* nicht bequem machen, weil das Mycelium erst lange Zeit in der Flüssigkeit wächst und nach unbestimmter Zeit in der Luft fructificirt. Erst bei concentrirten zähen Flüssigkeiten kommt es leichter und rascher zur Bildung des Luftmyceliums und damit der Fortpflanzungsorgane. Dabei zeigte es sich, dass in bedeckten Kulturen die Zygoten auftraten:

in	20 %	Traubenzucker	mit	etwas	Pilzdecoct	nach	4	Tagen
„	25 „	„	„	„	„	„	6	„
„	50 „	Rohrzucker	„	„	Pflaumensaft	„	7	„
„	18 „	Mannit	„	„	„	„	7	„.

Viel deutlicher macht sich der geringe Einfluss der Concentration auf die Zygotenbildung bemerkbar, wenn man Agar-Pflaumensaft nimmt, dem Traubenzucker in verschiedener Concentration zugesetzt wird. Bei 10, 20, 30, 40 % Traubenzucker treten im einfach bedeckten Kulturgefäss nur Zygoten auf und zwar innerhalb 4—7 Tagen. Bei 50 % dauerte es 14 Tage, bis die Oberfläche der Kultur dicht mit Zygoten bedeckt war, die zum Theil abnorm gestaltet waren. Sie waren vielfach langgestreckt und nach den Suspensoren hin verjüngt, die selbst auffallend angeschwollen waren. Trotz der Erschwerung der Wasseraufnahme in dem stark concentrirten Nährsubstrate hatte in den genannten Versuchen die Zygotenbildung stattgefunden; die Erwartung, dass sie unter solchen Umständen durch die Sporangienbildung ersetzt werde, hat sich nicht erfüllt. Auch die ungeschlechtliche Fortpflanzungsweise ist an und für sich von der Concentration in hohem Grade unabhängig, sie tritt ein auf allen den genannten Substraten, so bald man für trockene Luft sorgt, indem man z. B. den Deckel der Kulturgläser abnimmt. Mischt man Rohrzucker mit Gelatine in verschiedenen Verhältnissen, so dass seine Concentration in den einzelnen Kulturen zwischen 5 und 60 % wechselt, so entscheidet allein der Feuchtigkeitsgehalt der Luft, ob Zygoten- oder Sporangienbildung erfolgt.

Die zweite Reihe von Versuchen zielte dahin, den Wassergehalt des Substrates so viel wie möglich zu erhöhen und dabei für relativ trockene Luft zu sorgen. Die einfachste Einrichtung der Versuche würde auch hier in der Anwendung von Flüssigkeiten bestehen. Nimmt man Pflaumensaft, Mannit- oder Traubenzuckerlösungen, d. h. Flüssigkeiten, die ihrer chemischen Zusammensetzung nach zur Zygotenbildung sehr geeignet sind, so entwickeln sich bei Zutritt relativ trockener Luft regelmässig nur Sporangienträger. Die Versuche sind aber nicht sehr beweisend, weil das Resultat das gleiche sein kann bei Anwendung feuchter Luft; wir werden später die Gründe dafür kennen lernen. Dagegen beweisen die Versuche mit Agar-Pflaumensaft, die vorhin erwähnt wurden, dass auch auf feuchtem Substrat die Zygotenbildung unterdrückt werden kann, wenn nur für trockene Luft gesorgt wird. Bei Brotkulturen kann man nach dem deutlichen Erscheinen des Myceliums vorsichtig Wasser zugiessen, so dass das Brot ganz in Wasser schwimmt. Sowie die trockene Zimmerluft Zutritt hat, bilden sich auf dem nassen Substrat nur Sporangienträger. Erst wenn das Mycelium, durch die reichliche Feuchtigkeit begünstigt, eine dichte Lage auf der Brotoberfläche bildet, können unter seinem Schutz Zygoten erscheinen.

Aus den verschiedenartigen Versuchen ergiebt sich das Resultat, dass der Feuchtigkeitsgehalt der Luft in erster Linie darüber entscheidet, ob auf einem günstigen Nährsubstrat Zygoten oder Sporangien entstehen. Von dem Wassergehalt des Substrates hängt es ab, ob das Mycelium sich langsamer oder rascher, sparsamer oder üppiger entwickelt. Ferner wird ein feuchtes Substrat durch seine eigene Verdunstung leicht eine feuchte Luftschicht erzeugen können, durch die die Zygotenbildung befördert wird.

Die Erkenntniss, dass die Luftfeuchtigkeit für das Auftreten der Fortpflanzungsorgane wesentlich ist, fordert dazu auf, den Feuchtigkeitsgehalt etwas näher zu bestimmen, der für die Bildung der beiden Organe charakteristisch ist. Zu den Versuchen wurden Kulturen auf ca. 1 cm dicken Scheiben der Mohrrübe mit eben entwickeltem Mycelium benutzt. Je eine von diesen Kulturen in einem kleinen offenen Gläschen wurde unter eine Glocke neben einem Haarhygrometer gebracht; ich wandte ein von Usteri nach Kopp construirtes Hygrometer an, dessen Einstellung auf 100 bei Sättigung der Luft geprüft worden war. Die Glocke wurde nach Hineinstellen der Kultur, des Hygrometers und eines Thermometers

luftdicht auf eine matte Glasplatte befestigt. Sollte die Luft in der Glocke feucht gesättigt sein, so war vorher unter diese ein Gläschen mit Wasser gebracht worden. Um dagegen Luft von geringerer und dabei von verschiedener Feuchtigkeit zu erhalten, stellte ich ein oder zwei Schälchen mit Chlorcalcium unter die Glocke. Nach wenigen Stunden trat ein Gleichgewichtszustand ein, indem die Kultur ungefähr so viel Wasserdampf verdunstete, als das Chlorcalcium aufnahm. Die Schwankungen in der Luftfeuchtigkeit betrugen während 24 Stunden nie mehr als 5 %, Schwankungen, die wesentlich darauf zurückzuführen waren, dass die Temperatur nicht constant war. Je nach der Menge des zum Versuch angewandten Chlorcalciums liessen sich verschiedene Grade der Feuchtigkeit erhalten. Ich will einige der Versuche näher anführen.

Tabelle I.

Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Fortpflanzung von *Sporodinia*.

Relative Luftfeuchtigkeit in %	Temperatur	Resultat nach 24 Stunden
100	11—14°	nur Zygoten,
95—98	12—15°	nur Zygoten,
95—98	11—14°	überall Zygoten, mitten auf der Oberfläche ein Büschel Sporangienträger,
90—95	14—17°	an den Seiten der Scheibe viele Zygoten, auf der Oberfläche neben Zygoten ein Büschel Sporangienträger,
85—90	13—16°	an den Seiten viele Zygoten, auf der Oberfläche meist nur Sporangienträger,
75—80	11—15°	an den Seiten einzelne Zygoten, auf der Oberfläche zahlreiche Sporangienträger,
60—65	13—16°	nur Sporangienträger,
50—55	14—17°	nur Sporangienträger, 2—3 mm lang, dick, gelblich,
45—50	14—17°	erst nach 48 Stunden kurze reife Sporangienträger,
45—48	18—20°	kurze aber reife Sporangienträger nach 24 Stunden,
40—45	14—17°	vereinzelte Sporangien, sonst nur steriles Mycelium,
40—42	19—20°	nach 24 wie nach 48 Stunden nur steriles Mycelium.

Die Versuche haben den Fehler, dass das Hygrometer nicht genau diejenige Luftfeuchtigkeit angiebt, welche sich dicht über dem Substrat befindet und die höchst wahrscheinlich höher ist als im

übrigen Raum der Glocke. Immerhin gewähren die Versuche doch einiges Interesse, weil sie jedenfalls so viel beweisen, dass unter den Umständen der Versuchsanstellung eine feuchtgesättigte Luft nur Zygotenbildung, eine Luft von 45—65 % relativer Feuchtigkeit nur Sporangienbildung erlaubt. Nimmt die Luftfeuchtigkeit über 70 % zu, so tritt allmählich immer lebhafter Zygotenbildung ein, hauptsächlich wohl deshalb, weil mit steigender Luftfeuchtigkeit des ganzen Raumes sich eine noch feuchtere Luftschicht dicht über dem Substrat erhalten kann. Da eine solche sich am leichtesten zwischen der Mohrrübenscheibe und der Glaswand bilden kann, so versteht man, warum bei 75—95 % Luftfeuchtigkeit die Zygoten ausschliesslich oder in grösserer Menge an den Seiten der Scheiben auftreten, als an der freien Oberfläche. Nahm ich zum Versuche eine nach oben plötzlich verengte, aber unbedeckte Glasdose, so war das Bestehen einer feuchten Luftschicht noch leichter gemacht, und in der That beobachtete ich dabei an den Seiten der Mohrrübenscheibe Zygoten, obwohl der Luftraum der Glocke nach dem Hygrometer nur 60—65 % Feuchtigkeit enthielt. Wenn ich dagegen die Scheibe ohne Gläschen frei in den Apparat brachte, so erschienen bei 85—90 % nur Sporangienträger. Es ist klar, dass auch der Wassergehalt des Substrates einen Einfluss haben muss, weil je nach seiner Grösse die Bildung der feuchten Luftschicht bald leichter, bald schwieriger vor sich gehen wird.

Solche feuchte Luftschichten dicht über dem Substrat können sich in einem relativ trockenen Raume nur erhalten, wenn die Luft dieses Raumes sich in sehr geringer Bewegung befindet. Die Resultate der Versuche müssen anders ausfallen, wenn durch lebhafte Strömungen eine beständige Erneuerung der Luft in der Nähe des Substrates herbeigeführt wird. Für diese Versuche benutzte ich auch hier wieder Scheiben von *Daucus Carota* mit eben entwickeltem Mycelium. In kleinen offenen Gläschen wurden die Kulturen unter eine Glocke gebracht, die luftdicht auf eine matte Glasplatte befestigt werden konnte. Die Glocke war oben tubulirt und durch einen doppelt durchbohrten Gummistopfen verschlossen. In die eine Bohrung passte der kurze Schenkel eines knieförmig gebogenen Glasrohres, das zur Lufteinsaugung diente; durch die andere Bohrung ging der lange Schenkel eines ebenfalls gebogenen Glasrohres, das mit einer Wasserstrahlpumpe in Verbindung stand. Dieser lange Schenkel befand sich mit seiner unteren Mündung 1 cm über der Kulturscheibe. Wurde durch einen solchen Apparat

Luft von 70—80% Feuchtigkeit durchgeleitet, so strich sie fortwährend über die Fläche der Kulturscheibe hin und rief ausschliessliche Sporangienbildung hervor. An dem Resultat wurde nichts geändert, als die Glocke innen mit Filtrirpapier ausgeschlagen wurde. Jetzt wurde in den Apparat eine Schale mit Wasser gestellt, in dem ein die Höhe des Wassers eben erreichendes Postament sich befand, auf dem das Kulturgläschen stand. Das lufteinsaugende Rohr wurde mit 3 Drechsel'schen Flaschen, in denen eine Wassersäule von 10 cm Höhe von der Luft durchlaufen werden musste, und dann noch mit einem Elster'schen Gas-Volumeter verbunden. Ich wollte die durchstreichende Luft möglichst mit Feuchtigkeit sättigen, um den Einfluss der Luftbewegung rein für sich hervortreten zu lassen. Es zeigte sich bald, dass die Resultate verschieden waren, je nach der Stärke des durchgeleiteten Luftstromes.

Tabelle II.

Einfluss der Luftbewegung auf die Fortpflanzung von *Sporodinia*.

Liter Luft pro Stunde durchgeleitet	Temperatur	Resultat nach 24 Stunden
0	12—16°	nur Zygoten,
14—15	12—16°	die ganze Scheibe mit Zygoten bedeckt, direct unter dem luftaufsaugenden Glasrohr ein kleiner Büschel Sporangienträger,
24—25	12—16°	viele Zygoten an den Seiten der Scheibe, weniger auf der Oberfläche, auf dieser ein derber Büschel Sporangienträger,
54—55	12—16°	die ganze Oberfläche mit Sporangienträgern bedeckt, an den Seiten einige Zygoten,
74—75	13—17°	die Oberfläche mit 2 cm hohem Luftmycel bedeckt, das in das Glasrohr hineingewachsen war; überall Beginn der Sporangienbildung; an den Seiten vereinzelte Zygoten.

In einem feucht gesättigten Raum kann nach den Versuchen der Tabelle Sporangienbildung erzeugt werden, sowie ein lebhafter Luftstrom über das Substrat geleitet wird, selbst wenn die Luft wiederholt durch Wasser hindurchgegangen ist. Noch leichter gelingt es, wenn in solchen Versuchen die durchgeleitete Luft relativ trocken ist. Unzweifelhaft erregen die Luftbewegungen leb-

hafte Transpiration der Hyphen und nöthigen diese dadurch zur Umwandlung in Sporangienträger. Wenn nun in den Versuchen der Tabelle diese Wirkung um so deutlicher ist, je stärker der Luftstrom ist, so erklärt sich das einfach daraus, dass er bei sehr raschem Durcheilen der Wasserflaschen sich nicht mit Feuchtigkeit sättigen kann und daher thatsächlich den Hyphen etwas trocknere Luft zuführt. Bei dem Durchleiten von 55—75 Liter Luft pro Stunde werden die zarten Hyphen mechanisch erschüttert. Es fragt sich, ob diese Erschütterung allein genügte, um die nöthige Transpiration zu erregen, selbst wenn der Luftstrom wirklich feuchtgesättigt wäre. Um diese Frage zu prüfen, habe ich in dem vorhin beschriebenen Apparat noch eine Glocke aus Filtrirpapier über die Mohrrübenkultur befestigt, das in Wasser tauchte und daher ganz nass blieb. Das luftaufsaugende Rohr wurde durch ein enges Loch des Filtrirpapieres gesteckt, so dass es 1 cm über der Kulturscheibe mündete. Beim Durchleiten von Luft musste diese zuerst durch die Wasserflaschen, dann durch den feuchten oberen Raum der Glasglocke und schliesslich mehr oder weniger über das nasse Filtrirpapier streichen, bis es die Oberfläche der Kultur erreichte und von ihr aus in das aufsaugende Glasrohr strömte. Als ich 55 Liter Luft pro Stunde während 24 Stunden durch den Apparat saugen liess, entwickelten sich trotz der mechanischen Erschütterungen der Hyphen doch nur Zygoten — ein Zeichen dafür, dass die durchströmende Luft wirklich mit Feuchtigkeit gesättigt war. Wir können daher das Resultat der Versuche dahin ausdrücken, dass Luftbewegungen, sofern nur die Luft nicht selbst feuchtgesättigt ist, die Sporangienbildung sehr fördern und die Zygotenbildung unterdrücken, weil sie das Bestehen einer stagnirenden, sehr feuchten Luftschicht dicht über dem Substrat verhindern und als stets sich erneuernder Anreiz zur Transpiration wirken.

Prüft man von dem jetzt gewonnenen Standpunkt aus die wenigen Versuche van Tieghem's, so erklären sich ihre Resultate sehr einfach. In dem Versuche II mit geschlossener Flasche herrschte eine sehr feuchte Luft; folglich musste Zygotenbildung eintreten. Im Versuch I bewirkte das Durchleiten eines Luftstromes eine lebhafte Verdunstung, so dass Sporangienträger erzeugt wurden. Im Versuch III befand sich über dem Substrat eine sehr feuchte Luft, während gegen den Rand hin zwischen Deckel und Gefäss trockene Zimmerluft eindringen konnte. Daher fanden

sich in der Mitte Zygoten, am Rande Sporangien vor. Der Sauerstoffgehalt der Luft hat keinen Einfluss ausgeübt.

Van Tieghem hat für seine Kulturversuche von *Sporodinia* Hutschwämme, speciell *Agaricus campestris* benutzt. Er hegt die Ansicht, dass *Sporodinia* ein echter Parasit sei, der zwar saprophytisch leben, aber dabei nicht seine volle Entwickelung erreichen könne. Die Beobachtung Brefeld's (75, S. 9), dass *Sporodinia* auf Brot mit Bierwürze nur Zygoten bildet, erklärt van Tieghem durch die Annahme, dass der Pilz auf einem solchen Substrat nicht seine richtige Nahrung finde und deshalb unfähig sei, Sporangienträger zu erzeugen. Wie unrichtig diese Annahme ist, das wird der nächste Abschnitt beweisen. Hier muss ich nur betonen, dass nach meinen Erfahrungen *Sporodinia* überhaupt mehr als Saprophyt zu bezeichnen ist. Impft man mit seinen Sporen einen ganz frischen Hut von *Agaricus campestris*, so dauert es über eine Woche, bis das Mycelium nur sichtbar wird. Während dieser Zeit wirken aber die Bakterien wesentlich mit, den Hutpilz langsam zu tödten und dadurch der *Sporodinia* den Weg zu bereiten. Nun wäre es nicht wunderbar, wenn die *Sporodinia* selbst lebende Zellen des *Agaricus* angriffe und so facultativ parasitisch lebte; sie thut es aber in kaum höherem Grade als die Mehrzahl der Schimmelpilze. Eine wirklich üppige Entwickelung der *Sporodinia* erhält man nur, wenn man den Hutpilz von vornherein sterilisirt und impft; in 2—3 Tagen können dann schon Fortpflanzungsorgane sichtbar werden. Für meine Versuche war die Kultur auf Hutschwämmen lange nicht so bequem wie auf den anderen Substraten, weil trotz Sterilisation leicht starke Fäulniss eintrat, so dass das Mycelium nicht recht wuchs oder wenigstens steril blieb. Am praktischsten erwiesen sich getrocknete Morcheln, die in verschiedenem Grade angefeuchtet wurden und frische *Agaricus campestris*-Hüte, die ich kürzere oder längere Zeit an der Luft liegen liess, so dass ich bald trocknere, bald feuchtere Substrate zur Verfügung hatte. Die Resultate meiner Versuche stimmten in allen Beziehungen mit denen der früher erwähnten überein.

Nachdem der Nachweis geführt worden ist, dass Veränderungen des Sauerstoffgehaltes in keiner Weise nothwendig für das Auftreten, sei es der Sporangien, sei es der Zygoten sind, muss jetzt die Frage beantwortet werden, wie thatsächlich eine solche Veränderung, z. B. die starke Verminderung des Sauerstoffgehaltes auf die Fortpflanzung von *Sporodinia* wirkt. Van Tieghem nimmt

ohne besondere Versuche an, dass die Sporangienbildung mehr Sauerstoff bedürfe als die Zygotenbildung. Ein ganz einfacher Versuch genügt, um diese Ansicht als unrichtig zu erweisen. Man nimmt eine Glasdose mit eingeschliffenem Deckel, worin Agar-Pflaumensaft sich befindet und verschliesst das Gefäss nach der Sterilisation und Impfung luftdicht mit Hilfe von Paraffin. Wie nicht anders zu erwarten ist, zeigen sich nach wenigen Tagen zahlreiche Zygoten. Nach einiger Zeit, wenn jedenfalls ein Mangel an Sauerstoff eingetreten sein muss, erscheinen noch eine Anzahl Sporangienträger. Folglich müssen diese mit weniger Sauerstoff auskommen als die Zygoten. Dieser Schluss wird voll bestätigt durch die Versuche mit verdünnter Luft. Ich benutzte, wie in den Experimenten an *Eurotium* (Klebs 96, S. 454), einen Luftpumpenteller mit Glocke, unter der neben dem offenen Kulturgefäss ein Manometer und ein Thermometer sich befanden. Die Verdünnung der Luft wurde durch eine Wasserstrahlpumpe bewirkt. Am meisten wandte ich für die Versuche Kulturen auf Scheiben von *Daucus Carota* mit eben entwickeltem Mycelium an. Kam es in den Versuchen darauf an, Zygoten zu erhalten, so stellte ich noch ein offenes Wassergefäss neben die Kultur; für die Versuche über Sporangienbildung genügte es meistens, die *Daucus*-Schnitte unbedeckt zu lassen, oder ich fügte zur Sicherheit noch ein Schälchen mit wenig Chlorcalcium bei. In 4—6 Tagen wurde der Versuch unterbrochen, nachdem die Erfahrungen gezeigt hatten, dass das Resultat bei längerem Verweilen nicht verändert wird. Dagegen habe ich alle 2 Tage frische Luft hinzutreten lassen und von neuem ausgepumpt. Der Aufenthalt bei dem sehr niedrigen Luftdruck von 3—6 mm Quecksilber schädigt den Pilz nicht; denn in normale Luft versetzt, vermag er nach 24 Stunden bereits seine Fortpflanzungsorgane neu zu bilden. Da die Versuche nicht den Anspruch machen können, exacte Zahlen zu liefern, begnüge ich mich, die für meine Zwecke wichtigen Resultate hervorzuheben. Vor Allem ergiebt sich, dass die Zygotenbildung nicht mehr stattfinden kann bei einem Luftdruck, der noch normale Sporangienbildung gestattet. Bei 20—25 mm Barometerstand liegt etwa die Grenze für die Bildung der Geschlechtsorgane, da wohl neben dem vorherrschenden Luftmycelium einzelne Träger noch angelegt werden, aber nicht mehr keimungsfähige Producte liefern können. Die keulenförmigen Geschlechtszweige färben sich braun und gehen zu Grunde. Bei einem Luftdruck von 20 mm werden in weniger feuchter

Luft normale reife Sporangienträger gebildet. Das geschieht ebenso bei einem Luftdruck von 15 mm, während bei 10 mm noch verzweigte Träger mit Endanschwellungen entstehen, ohne dass aber normale Sporen zur Ausbildung kommen. Bei 3—6 mm Barometerstand wächst das Mycelium langsam, bleibt aber unter allen Umständen steril. Die stärkere Abhängigkeit der Zygotenbildung von dem Partiärdruck des Sauerstoffs macht sich auch durch die Thatsache bemerkbar, dass selbst noch bei 40—60 mm Druck die Vereinigung der Geschlechtszellen behindert ist, so dass meist nur Parthenosporen entstehen. Ferner wird nur ein relativ kleiner Theil der aufstrebenden Lufthyphen in Geschlechtsträger umgewandelt, während die Mehrzahl eine sterile Masse bildet, die nur in etwas trockener Luft zu Sporangienträgern werden kann. In der freien Natur oder bei normalen Kulturen wird nach allen diesen Versuchen die Verminderung des Sauerstoffgehaltes wenig massgebend für die Entscheidung sein, welche Fortpflanzungsorgane vom Pilz erzeugt werden. Eine solche Verminderung kann nur unter Umständen bei nicht zu feuchter Luft die Sporangienbildung durch Unterdrückung der Zygotenbildung befördern. In keinem Falle ist diese Wirkung irgendwie zu vergleichen mit der wesentlichen Rolle, welche dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft zukommt.

Auf Grund aller meiner Versuche betrachte ich es als sichere Thatsache, dass bei einem günstigen Nährsubstrat und gewöhnlicher Zimmertemperatur der grössere oder geringere Feuchtigkeitsgehalt der Luft allein darüber entscheidet, ob *Sporodinia grandis* Sporangien oder Zygoten bildet. Diese Thatsache nöthigt zu der Ansicht, dass eine Beschränkung der Transpiration die Lufthyphen zu Zygotenträgern, eine Beförderung der Transpiration sie zu Sporangienträgern gestaltet. Jetzt fragt sich aber, was geschehen wird, wenn durch besondere Mittel diejenige Fortpflanzungsart unterdrückt wird, welche gemäss der herrschenden Feuchtigkeit eintreten sollte. Wie im nächsten Abschnitt dargelegt werden wird, gelingt es durch qualitativ unzureichende Nahrung, die Zygotenbildung unter allen Umständen zu unterdrücken, z. B. dann, wenn man den Pilz auf Pepton-Gelatine kultivirt, auf der das Mycelium sich lebhaft entwickelt. Hält man eine solche Kultur in möglichst feuchter Luft, so treten trotzdem Sporangienträger auf. Wir werden in der Folge noch zahlreiche andere Fälle kennen lernen, in denen die gleiche Beobachtung gemacht wurde. Durch diese

Thatsachen wird die Ansicht von der Bedeutung der Luftfeuchtigkeit in keiner Weise erschüttert. Denn es kann selbst in feuchtgesättigter Atmosphäre Transpiration stattfinden, die dann zur Sporangienbildung ausreichen kann, wenn der wichtigste Gegner, die Zygotenbildung, unterdrückt ist. Ferner kommt hinzu, dass auch bei solchen Kulturen der wesentliche Einfluss der Transpiration leicht festzustellen ist, wenn man von zwei gleich beschaffenen Kulturen auf Pepton-Gelatine die eine relativ trockener Luft (Feuchtigkeit 60—70 %), die andere feuchtgesättigter Luft aussetzt. Im ersteren Falle werden überhaupt fast sämmtliche Lufthyphen zu kurzen, aber reich verzweigten Sporangienträgern ausgebildet; in der feuchten Luft dagegen entwickelt sich ein sehr üppiges steriles Luftmycelium, das später bei Beginn des Nahrungsmangels relativ spärliche Sporangien erzeugt. Man wird nur soviel zugeben, dass Nahrungsmangel bis zu einem gewissen Grade auch als auslösender Reiz für die Sporangienbildung dienen kann. Der entscheidende Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf alle gut ernährten, in frischem Wachsthum begriffenen Pilzkulturen bleibt dabei vollkommen bestehen.

Der umgekehrte Versuch, in relativ trockener Luft die Sporangienbildung zu unterdrücken und an ihrer Stelle die Zygotenbildung hervorzurufen, liess sich bisher nicht ausführen. Denn alle Mittel, wie hohe Temperatur, Sauerstoffmangel, chemische Veränderung des Nährsubstrates, durch die die Sporangienbildung gehemmt werden kann, wirken stets in noch viel höherem Grade hemmend auf den Geschlechtsprocess ein.

II. Der Einfluss des Nährsubstrates.

Für die Versuche über den Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Entstehung der Fortpflanzungsorgane sind stets Substrate benutzt worden, die ihrer chemischen Zusammensetzung nach als sehr günstig zu bezeichnen sind und ebenso sehr die reichste Entwickelung von Sporangien wie diejenige von Zygoten erlauben. Die Thatsache, dass Substrate, wie Agar-Pflaumensaft, Brot mit Pflaumensaft, Rüben von *Daucus Carota* so vortreffliche Nährböden sind, lässt klar erkennen, dass *Sporodinia* wie viele andere Mucorineen, vorzugsweise von kohlehydratreicher Nahrung lebt, obwohl ich anfangs eher erwartet hatte, dass der Pilz als Bewohner modernder Hutschwämme sehr stickstoffreiche Substrate vorziehen würde. Die

nähere Untersuchung über den Nährwerth verschiedener organischer Substanzen bestätigte die Ansicht von der Bedeutung der Kohlehydrate, brachte aber zugleich das wichtige Resultat ans Licht, dass die beiden Fortpflanzungsarten sich in ihren Ansprüchen auf Nährstoffe verschieden verhalten. Der Unterschied beider zeigt sich sowohl in Beziehung auf die absolute Menge als auf die Concentration und auf die Qualität der Nährsubstanzen.

Die Grösse der Zygoten, die mit blossem Auge als kleine Knötchen zu sehen sind, ihr Reichthum an aufgespeicherten organischen Substanzen machten es von vornherein wahrscheinlich, dass ihr Bildungsprocess mehr Nahrung erfordert, als der von Sporangien. Um den Unterschied hervortreten zu lassen, muss man allerdings relativ kleine Nahrungsmengen anwenden, da die absolute, für wenige Zygoten erforderliche Menge nur gering zu sein braucht. Ich ging von einem Pflaumensaft aus, dessen specifisches Gewicht 1,092 betrug und verdünnte ihn zur Hälfte mit einer Agarlösung von 1 %. Von diesem bei 30° flüssigen Agar-Pflaumensaft nahm ich mit einer feinen Maasspipette 5, 2, 1, 0,5, 0,2, 0,1, 0,05 ccm, brachte jede Probe auf einem Uhrgläschen in eine feuchte Kammer und impfte mit den Sporen von *Sporodinia*. In allen Fällen beobachtete ich das Auftreten von Zygoten, deren Zahl mit der Verringerung des Nährsubstrates abnahm, wenn auch auf 0,05 ccm noch 19 Zygoten entstanden. Als ich aber 0,02 und 0,01 ccm Agar-Pflaumensaft anwandte, wurden nur wenig verzweigte Sporangienträger gebildet. Hier wie in ähnlichen anderen Fällen ist Nahrungsmangel die nächste Ursache für die Hemmung der Zygotenbildung, in Folge dessen die weniger anspruchsvollen Sporangienträger sich entwickeln können. Bei jedem anfangs günstigen Substrat muss der Augenblick kommen, wo es durch das Wachsthum des Pilzes nahezu erschöpft ist, und dann die Zygotenbildung durch die Sporangienbildung ersetzt wird, sobald nur eine geringe Transpiration möglich ist. In allen einfach zugedeckten Kulturen von Agar-Pflaumensaft, *Daucus Carota*, Brot kann man diesen Wechsel der Fortpflanzungsarten beobachten.

Bei einer solchen Aufeinanderfolge von Zygoten- und Sporangienbildung auf guten Nährböden, bei nicht zu feuchter Atmosphäre wirkt ferner die Concentration der Nährstoffe mit, weil diese durch das Wachsthum des Pilzes allmählich herabgesetzt wird und weil die Zygotenbildung eine höhere Concentration verlangt als die Sporangienbildung. Nimmt man z. B. einen Pflaumensaft

von dem specifischen Gewicht 1,019, verdünnt ihn zur Hälfte mit Agarlösung, so erhält man ein Substrat, das bei 20—30 ccm Agarmenge nicht mehr sicher (in feuchter Luft) Zygoten hervorbringt, während Sporangien lebhaft gebildet werden können. Deutlicher geht der Einfluss der Concentration aus den Versuchen mit Traubenzucker hervor. Von einer Gelatine mit 2,5 % Traubenzucker nahm ich zur Kultur 10 ccm, so dass seine absolute Menge 0,25 g betrug; dieses Substrat lieferte in feuchter Luft nur Zygoten. Benutzte ich dagegen 50 ccm einer 0,5 proc. Traubenzucker-Gelatine, so genügte die gleiche Menge von 0,25 g unter sonst gleichen Bedingungen von Temperatur und Luftfeuchtigkeit nicht mehr zur Zygotenbildung; es traten nur Sporangienträger auf. Der bedeutsame Einfluss der Concentration kommt überall zur Geltung, sobald man die Wirkung der einzelnen, qualitativ verschiedenen, organischen Substanzen auf die Fortpflanzung von *Sporodinia* prüft. Der erste Ausgangspunkt für eine ausführliche Untersuchung in dieser Richtung war die Beobachtung, dass die Zygotenbildung in hohem Grade von der chemischen Natur der Nährstoffe abhängig ist und sich wesentlich anders als die Sporangienbildung verhält. Ich stellte fest, dass der Pilz mit Hilfe von Pepton lebhaft wachsen und Sporangien bilden kann, aber nicht im Stande ist, sich geschlechtlich fortzupflanzen. Es ergab sich nun ohne Weiteres die Frage, welche Substanzen für den Geschlechtsprocess nothwendig sind — eine Frage, die um so mehr der Prüfung werth war, als sie auch für andere Organismen noch kaum eingehend untersucht worden war.

Der zunächst liegende Gedanke, für solche Untersuchungen Flüssigkeiten anzuwenden, musste wie in früher erwähnten Versuchen aufgegeben werden. Das Mycelium von *Sporodinia* breitet sich lange innerhalb der Flüssigkeit aus und kommt je nach zufälligen Umständen in wechselnder Zeit an die Oberfläche, um dort die Fortpflanzungsorgane zu bilden. Sehr häufig geschieht dieses erst dann, wenn der Pilz die Nahrungsmenge der Flüssigkeit stark aufgebraucht oder qualitativ verändert hat, so dass das Ausbleiben der Zygotenbildung nicht nothwendig auf die Eigenschaften der anfangs angewandten Substanzen zurückgeführt werden darf. Deshalb benutzte ich hauptsächlich feste, durchsichtige Substrate, auf denen bei guten Nährstoffen die Zygoten mit absoluter Sicherheit in wenigen Tagen auftreten. Nur musste ich verzichten, mich auf die Frage nach dem Einfluss der anorganischen Verbindungen

besonders von Kalium und Phosphorsäure, einzulassen, da diese in den angewandten Substraten nicht auszuschliessen waren.

Für die folgende Untersuchung wandte ich vor Allem Gelatine an und zwar in der Weise, dass die Kulturgallerte 5 % Gelatine enthielt. Auf einer reinen Gelatine ist das Wachsthum äusserst langsam, und erst nach Wochen erscheinen vereinzelte kümmerliche Sporangienträger, niemals aber Zygoten. Ich benutzte fast stets 20 ccm Kulturgallerte, die sich in Dosen mit eingeschliffenem oder übergreifendem Deckel befand.

Die Untersuchung stellte die oben erwähnte Thatsache fest, dass *Sporodinia* auf stickstoffreichen Substraten keine Zygoten zu bilden vermag. Der Pilz wächst auf Gelatine-Pepton lebhaft und erzeugt in relativ trockener Luft reichlich Sporangienträger. Nimmt man ein Substrat von 5 % Gelatine und 10 % Pepton, so erlangen die Sporangienträger in mässig feuchter Luft eine Höhe bis zu 5 cm, d. h. eine Ausbildung, wie sie kaum auf den günstigsten, besten Substraten zu beobachten ist. Das Pepton muss daher als ein für die Sporangienbildung günstiger Nährstoff bezeichnet werden; es reicht aber nicht für die Bildung der Geschlechtsorgane aus. Nicht bloss die zahlreichen mannigfach variirten Versuche mit Pepton-Gelatine, sondern auch diejenigen mit Pepton-Agar, reinen Peptonlösungen ergaben das gleiche Resultat; ebenso verhalten sich die Versuche mit anderen stickstoffreichen, organischen Stoffen, nur dass die meisten von diesen sich weniger günstig für das Wachsthum erweisen. Die folgende Tabelle (S. 23) giebt darüber näheren Aufschluss; die Versuche wurden stets in feuchter Luft ausgeführt.

Wenn nun Pepton oder andere organische Stickstoffverbindungen nicht für die Zygotenbildung ausreichen, so kann es nur daran liegen, dass diese Stoffe als Kohlenstoffquelle nicht genügen; es müssen als solche stickstofffreie organische Substanzen zugefügt werden. Die Erfahrungen bei der Kultur des Pilzes lehren deutlich, dass er sich in erster Linie von kohlehydratreichen Substraten ernährt, dass er auf solchen die üppigste Zygotenbildung darbietet. Man wird daher fragen, welche der bekannten Kohlehydrate für den Geschlechtsprocess günstig oder direct nothwendig sind. Diese Frage kann in verschiedener Weise beantwortet werden: man prüft einmal, welche Kohlehydrate für sich allein, nur mit Gelatine vermischt, die Zygotenbildung ermöglichen, man untersucht zweitens, welche Kohlehydrate dem Pepton zugefügt werden müssen, um das gleiche Ziel zu erreichen.

Tabelle III.

Versuche mit 5proc. Gelatine und stickstoffreichen organischen Substanzen.

Stickstoffhaltige Substanz	Procentgehalt	Resultat
Pepton	1	eine Anzahl Sporangien in 6—7 Tagen,
—	2	ebenso,
—	4	bei starker Entwickelung des Luftmyceliums Sporangien in 7—8 Tagen,
—	5	ebenso,
—	10	mächtige Entwickelung des Pilzrasens bis zu 5 cm Höhe; Sporangien in 7—8 Tagen,
Protogen	5	Sporangien in 7—8 Tagen,
Albumin	2	einzelne Sporangien in 10—12 Tagen,
Leucin	2	Sporangien in 10—11 Tagen,
Asparagin	2	langsames Wachsthum; Sporangien in 9—10 Tagen,
Harnstoff	2	sehr langsames Wachsthum mit schwacher Entwickelung von Luftmycelium und wenigen Sporangien,
weinsaures Amm.	1	schwaches Wachsthum; Sporangien in 11—12 Tagen,
harnsaures Amm.	gesättigt	ebenso.

A. Die Kohlehydrate und verwandte Stoffe.

Die Gelatine von 5 %, die als festes Substrat benutzt wurde, enthält die für das Leben des Pilzes nothwendigen Salze des Schwefels, Magnesiums, Kaliums, der Phosphorsäure und auch des Stickstoffs. Ob die eigentliche Leimsubstanz von dem Pilze verarbeitet wird, lässt sich schwer sicher sagen. Nur ist es zweifellos, dass das Wachsthum auf reiner Gelatine äusserst kümmerlich ist, und ich halte es für wahrscheinlicher, dass der Pilz seinen Stickstoffbedarf eher aus den Beimischungen der Gelatine als von der Leimsubstanz selbst deckt. Bei allen Kulturen mit Gelatine nebst Kohlehydraten beobachtet man stets, dass das Mycelium sich nur in der obersten Schicht der Gallerte ausbreitet und sich hier zu einer dichten filzigen Masse entwickelt. Von dieser gehen dann einzelne feine, rhizoidartige Fadenbüschel tiefer hinein, immerhin nur bis zu einer Tiefe von 1 ½ cm, wo der Mangel an Sauerstoff Halt gebietet. Deshalb ist es praktischer, für alle Versuche die Gallertmasse in eine flache Schale auszugiessen, so dass ihre Höhe

ca. 0,5—1 cm beträgt, als sie in ein schmales hohes Gefäss zu bringen, wo der Pilz die Nahrungssubstanz nicht so schnell und vollständig ausnutzen kann. Hat man der Gelatine die geeigneten Kohlehydrate zugefügt, so erscheinen die Zygoten bei Zimmertemperatur in 5—8 Tagen und bedecken die ganze Oberfläche der Gallerte. Sind nach 8 Tagen die Geschlechtsorgane noch nicht zu bemerken, so kann man sicher sein, dass nur steriles Luftmycelium oder Sporangienträger sich entwickeln werden. Da es sich bei den Versuchen um das mit blossem Auge bereits erkennbare Auftreten oder Fehlen der Zygoten handelte, so erschien die Untersuchung der Frage, welche Kohlehydrate den Geschlechtsprocess hervorrufen, sehr einfach zu sein. Denn die ausser den Nährstoffen noch wesentlichen Bedingungen der Feuchtigkeit und Temperatur mussten sich dem Anschein nach leicht in der richtigen Weise verwirklichen lassen. Erst im Verlaufe der Untersuchung ergaben sich grosse Schwierigkeiten, als ich darauf ausging, dass die Resultate der Versuche mit grösster Sicherheit eintreten sollten. Schliesslich hätte ich mich mit der oft ausgesprochenen Meinung begnügen können, dass man bei Versuchen mit lebenden Wesen nicht eine solche Sicherheit des Resultates verlangen dürfe wie bei chemischen oder physikalischen Processen, weil individuelle, nicht näher controlirbare Abweichungen der Versuchspflanzen ein nicht überschreitbares Hinderniss herbeiführen. Aber die Annahme solcher individueller unerklärlicher Abweichungen, so bequem sie auch sein möge, schliesst die Gefahr unklarer und zum Theil unrichtiger Vorstellungen ein. Soweit niedere Organismen in Betracht kommen, deren Kultur völlig zu beherrschen ist, sollte man eher von der Vorstellung ausgehen, dass auf inneren Gründen beruhende, individuelle Abweichungen keine so wesentliche Rolle spielen. Wenn zwei gleich angestellte Versuche nicht das gleiche Resultat liefern, so muss der nächste Gedanke sein, dass nicht alle äusseren Bedingungen dabei wirklich gleich waren, dass vielmehr kleine, für unsere relativ groben Methoden nicht bemerkbare Aenderungen in diesen Bedingungen existirten, die bei solchen einfachen Organismen entscheidend sein konnten. Selbst wenn aber die Bedingungen gleich waren, so kann doch eine Verschiedenheit der Resultate eintreten, sobald das Aussaatmaterial in den beiden Versuchen nicht völlig gleich war. Die Sporen des Pilzes könnten in der That kleine Abweichungen aufweisen, aber nicht aus unerklärlichen inneren Ursachen, sondern weil sie selbst unter verschiedenen Bedingungen gebildet worden

sind und dadurch ein klein wenig verschiedene Eigenschaften erlangt haben.

Diese Bemerkungen sind nicht rein theoretischen Ueberlegungen entsprungen, sondern das Resultat der praktischen Erfahrungen bei der Kultur von *Sporodinia*. In den ersten Monaten, in denen ich Versuche mit dem Pilz anstellte, sorgte ich für eine feuchte Luft in der Weise, dass ich eine grosse Glasschale mit feuchtem Filtrirpapier auslegte und den Boden mit Wasser bedeckte. In diese Schale kamen die kleineren Kulturgefässe. Da bei allen früher benutzten Substraten wie Brot, Rübenschnitte etc. ausnahmslos Zygoten gebildet wurden, so hielt ich mich für berechtigt anzunehmen, dass die angewandte feuchte Kammer auch für das Gelingen der Versuche mit einzelnen Kohlehydraten gut geeignet war. Hier lag aber ein Irrthum vor; ich erkannte erst, durch die Misserfolge vieler Versuche belehrt, dass bei solchen Substraten, die ihrer chemischen Zusammensetzung nach nicht mehr sehr günstig für die Zygotenbildung sind, die umgebende Luft constant feucht sein muss. In den früheren Versuchen musste die Luft nicht immer diese Eigenschaft gehabt haben. In Folge dessen wurden die sämmtlichen Versuche mit den Kohlehydraten wiederholt, doch in der Weise, dass für eine sehr feuchte Luft gesorgt wurde. In der vorhin erwähnten Glasschale, die als feuchte Kammer diente, wurde jedes Kulturgefäss noch besonders mit Filtrirpapier eingehüllt, das durch Eintauchen in das Wasser der Schale stets nass blieb. Unter dem Deckel befand sich ferner noch eine dichte Lage von feuchtem Filtrirpapier. Unter solchen Umständen gelangen die Versuche mit sehr viel grösserer Sicherheit; ich beobachtete Zygoten auf Substraten, die ich nach früheren Versuchen für ungeeignet gehalten hatte. Dagegen ergaben die Versuche mit den Stickstoffverbindungen auch in der neuen feuchten Kammer keine anderen Resultate als früher (Tabelle I).

Trotz der constant feuchtgesättigten Luft fielen gewisse Versuche, z. B. mit Mischungen von Rohrzucker und Pepton, die an und für sich hätten Zygoten liefern sollen, häufig negativ aus, so dass noch andere unbekannte Verhältnisse im Spiele sein mussten. Ich kam dabei auf den Gedanken, dass an dem Aussaatmaterial vielleicht die Schuld läge. Für die Versuche benutzte ich gewöhnlich Sporen, die den Kulturen auf *Daucus Carota* oder Brot mit Pflaumensaft entstammten. Da der Pilz normaler Weise auf Hutschwämmen wächst, so könnte doch die Kultur auf anderen Sub-

straten kleine Veränderungen der Sporen herbeiführen, in Folge deren das Mycelium weniger leicht im Stande wäre, Zygoten zu bilden. Ich stellte vergleichende Versuche mit Sporen an, die auf Brot, auf Schnitten von *Daucus Carota*, auf Pepton-Gelatine und auf Pilzen, hauptsächlich *Agaricus campestris*, dann auch *Morchella esculenta* entstanden waren. Es zeigte sich dass bei den Mischungen von Rohrzucker und Pepton die Zygotenbildung am sichersten zu erhalten war, wenn die Sporen von den *Agaricus*-Kulturen herrührten. Die Folge dieser Beobachtung war, dass ich die früheren Versuche sämmtlich wiederholen musste und dass ich für die weiteren Versuche stets Sporen von *Agaricus*-Kulturen benutzte, obwohl es sich herausstellte, dass die Herkunft der Sporen für die günstigen Substrate ganz gleichgültig und auch für manche weniger günstigen, wie z. B. Mischungen einzelner Kohlehydrate mit Gelatine, von kaum nachweisbarer Bedeutung war. Unter allen Umständen thut man am besten, frische Sporen zu benutzen. Denn nach einigen Wochen nimmt die Keimfähigkeit langsam ab; sie war im Sommer nach 2 Monaten bereits erloschen, während im Winter wohl wegen der feuchteren Luft die Sporen nach $2^1/_2$ Monaten noch keimfähig waren.

Als letzte wichtige Bedingung ist die Temperatur in Betracht zu ziehen, weil von ihr die relative Feuchtigkeit der Luft direct abhängig ist. Am besten wäre es gewesen, eine constante Temperatur zu benutzen; aber nur eine kleinere Anzahl Versuche ist im Thermostaten ausgeführt worden. Bei der grossen Menge von Versuchen, die gleichzeitig angestellt wurden, konnte aus äusseren Gründen nur ein Zimmer mit etwas schwankender Temperatur zur Anwendung kommen. In der vorliegenden Frage handelt es sich aber nur darum, eine feucht gesättigte Atmosphäre zu erzeugen, während es bedeutungslos ist, ob die Temperatur, in der die Sättigung erreicht ist, innerhalb gewisser Grenzen (10—25° C. siehe später) schwankt. Nur musste dafür gesorgt werden, dass die Wasserdampf abgebende Fläche in der feuchten Kammer gross genug war, damit der Sättigungspunkt bei jeder möglichen Temperatursteigerung schnell erreicht werden konnte. Anfangs standen die Kulturen auf einem Regal nahe der Decke des Zimmers (2,40 m über dem Boden); hier waren die Schwankungen der Temperatur sehr beträchtlich, so dass innerhalb 24 Stunden Unterschiede von 6 bis 8 Graden zu beobachten waren. In der zuerst von mir benutzten feuchten Kammer war es möglich, dass bei plötzlichem Steigen der

Temperatur die Luft zeitweilig nicht feucht gesättigt war. Als ich die zweite Kammer mit sehr viel grösserer, feuchter Fläche von Filtrirpapier anwandte, übten selbst so starke Temperaturschwankungen keinen ungünstigen Einfluss auf das Erscheinen der Zygoten aus; aber zur Vorsicht wurden alle genaueren Versuche in mittlerer Höhe des Zimmers ausgeführt, wo die Temperatur zwischen 16 und 20° C. schwankte.

Bei Berücksichtigung der besprochenen Vorsichtsmassregeln treten die Resultate der Versuche mit grosser Sicherheit ein. Wenn es doch ab und zu Kulturen giebt, die bei gleicher Behandlung sich verschieden verhalten, indem die eine Zygoten, die andere Sporangien liefert, so betrifft das wesentlich nur solche Kulturen, die in Folge ungünstiger chemischer Zusammensetzung überhaupt nur schwer Zygoten bilden und bei denen kleine Fehler der praktischen Ausführung in's Gewicht fallen. Bei den zahlreichen Versuchen in feucht gesättigter Atmosphäre kann es trotz grösster Vorsicht doch vorkommen, dass Bakterien sich auf dem Substrate entwickeln und dieses schnell qualitativ verändern. Dann kann das Mycelium dadurch veranlasst werden, statt Zygoten Sporangien zu bilden oder steril zu bleiben. Es kann sich auch ereignen, dass die Gallerte in Folge zu langer Sterilisation oder besonderer Zusätze (sauer reagirende Substanzen) nicht mehr fest gerinnt. Bei der Impfung sinken die Sporen in die flüssige Gallerte ein; das Mycelium bleibt zu lange in dieser und entwickelt erst Lufthyphen, wenn die Nahrungssubstanz der Quantität oder Qualität nach ungünstig verändert ist und für die Zygotenbildung nicht mehr ausreicht.

Die beigegebene Tabelle giebt näheren Aufschluss über meine Versuche, bei denen neben den wichtigsten Kohlehydraten auch einige mehrwerthige Alkohole geprüft wurden. Abgesehen von einzelnen seltenen Stoffen wie Sorbit, Sorbinose, Glycogen, sind die in der Tabelle aufgeführten Versuche stets mehrmals wiederholt worden; namentlich gilt dies für jene Versuche, die der Bestimmung der Concentrationsgrenze dienten. In der Rubrik, die sich auf die Luftfeuchtigkeit bezieht, bedeutet „feucht“ die Anwendung der von mir zuerst benutzten Kammer mit meist, aber nicht immer feucht gesättigter Luft, „sehr feucht“ dagegen die Anwendung der Kammer mit constant feucht gesättigter Luft. Ich erwähne die Versuche mit der ersten Kammer, weil diese bei einer gewissen chemischen Zusammensetzung des Substrates zur Zygotenbildung durchaus geeignet war.

Tabelle IV.

Versuche mit 5% Gelatine und Kohlehydraten oder mehrwerthigen Alkoholen.

Substanz	Formel	Concentration	Luftfeuchtigkeit	Sporenmaterial gebildet auf	Resultat
Glycerin	$C_3H_5(OH)_3$	4	sehr feucht	*Agaricus*	nur Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	5	feucht	Brot	dasselbe.
—	—	5	sehr feucht	*Agaricus*	Zygoten in 5—6 Tagen.
—	—	5	feucht	—	nur Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	10	—	Brot	Zygoten in 5—6 Tagen.
Erythrit	$C_4H_6(OH)_4$	5	—	—	Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	5	sehr feucht	—	dasselbe in 9—10 Tagen.
—	—	5	—	*Agaricus*	dasselbe.
—	—	10	feucht	Brot	dasselbe.
—	—	10	sehr feucht	*Agaricus*	dasselbe.
Arabinose	$C_5H_{10}O_5$	5	feucht	Brot	Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	10	—	—	dasselbe.
—	—	10	sehr feucht	*Morchella*	Sporangien in 11—12 Tagen.
Isodulcit	$C_6H_{12}O_5$	5	feucht	Brot	Sporangien in 9—10 Tagen.
—	—	5	sehr feucht	*Agaricus*	dasselbe.
—	—	10	feucht	Brot	dasselbe.
—	—	10	sehr feucht	*Agaricus*	Sporangien in 10—12 Tagen.
Mannit	$C_6H_8(OH)_6$	0,5	—	—	Sporangien in 11—12 Tagen.
—	—	1	—	—	dasselbe.
—	—	2	—	—	Zygoten in 5—6 Tagen.
—	—	1	feucht	Brot	Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	4	sehr feucht	*Agaricus*	Zygoten in 5—6 Tagen.
—	—	5—15	—	Brot	dasselbe.
Dulcit	$C_6H_8(OH)_6$	0,5	—	*Agaricus*	Sporangien in 11—12 Tagen.
—	—	1	—	—	Zygoten in 5—6 Tagen.
—	—	3	—	Brot	dasselbe.
—	—	4	feucht	—	Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	5	—	—	Zygoten in 5—6 Tagen.
Sorbit	$C_6H_8(OH)_6$	5	—	—	Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	10	sehr feucht	*Morchella*	dasselbe.
Traubenzucker	$C_6H_{12}O_6$	0,5	—	*Agaricus*	Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	1	—	—	Zygoten in 5—6 Tagen.
—	—	1	feucht	Brot	Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	2	—	—	dasselbe.
—	—	2	sehr feucht	*Agaricus*	Zygoten in 5—6 Tagen.
—	—	2	—	Brot	dasselbe.
—	—	3	feucht	—	dasselbe.
—	—	4—40	—	—	dasselbe.
Lävulose	$C_6H_{12}O_6$	0,5	sehr feucht	*Agaricus*	Sporangien in 7—8 Tagen.

Tabelle IV (Fortsetzung).

Substanz	Formel	Concentration	Luftfeuchtigkeit	Sporenmaterial gebildet auf	Resultat
Lävulose	$C_6H_{12}O_6$	1	sehr feucht	*Agaricus*	Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	1	—	Brot	dasselbe.
—	—	2	—	—	Zygoten in 5—6 Tagen.
—	—	3	feucht	—	Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	3	sehr feucht	—	Zygoten in 5—6 Tagen.
—	—	5	feucht	—	dasselbe.
Galactose	$C_6H_{12}O_6$	3	sehr feucht	*Agaricus*	Sporangien in 10—11 Tagen.
—	—	4	—	—	dasselbe.
—	—	5	—	—	Zygoten in 5—6 Tagen.
—	—	5	feucht	Brot	Sporangien in 9—10 Tagen.
—	—	10	—	—	Sporangien in 11—12 Tagen.
—	—	10	sehr feucht	Brot	Zygoten in 5—6 Tagen.
—	—	15	—	—	dasselbe.
Sorbinose	$C_6H_{12}O_6$	5	feucht	Brot	Sporangien in 6—7 Tagen.
—	—	5	sehr feucht	*Morchella*	Sporangien in 10—11 Tagen.
—	—	10	—	—	dasselbe.
Rohrzucker[1]	$C_{12}H_{22}O_{11}$	2	feucht	Brot	Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	2	sehr feucht	*Agaricus*	dasselbe.
—	—	3	—	—	dasselbe.
—	—	4	feucht	Brot	dasselbe.
—	—	4	—	*Agaricus*	dasselbe.
—	—	4	sehr feucht	—	Zygoten in 5—6 Tagen.
—	—	4	—	Brot	dasselbe.
—	—	5	—	—	dasselbe.
—	—	5	feucht	—	Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	6	—	—	dasselbe.
—	—	6	sehr feucht	*Agaricus*	Zygoten in 5—6 Tagen.
—	—	6	—	Brot	dasselbe.
—	—	7—40	feucht	Brot	dasselbe.
Maltose	$C_{12}H_{22}O_{11}$	2	sehr feucht	*Agaricus*	Sporangien in 9—10 Tagen.
—	—	2	—	Brot	dasselbe.
—	—	3	—	—	dasselbe.
—	—	3	—	*Agaricus*	dasselbe.
—	—	4	—	—	Zygoten in 5—6 Tagen.
—	—	4	feucht	Brot	Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	5	—	—	dasselbe.
—	—	5	sehr feucht	—	Zygoten in 5—6 Tagen.
—	—	8—10	feucht	—	dasselbe.
Milchzucker	$C_{12}H_{22}O_{11}$	5	—	—	Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	5	sehr feucht	*Agaricus*	Sporangien in 11—12 Tagen.
—	—	10	feucht	Brot	dasselbe in 7—8 Tagen.

[1]) Reiner krystallisirter Candiszucker.

Tabelle IV (Fortsetzung).

Substanz	Formel	Concentration	Luftfeuchtigkeit	Sporenmaterial gebildet auf	Resultat
Milchzucker	$C_{12}H_{22}O_{11}$	10	sehr feucht	*Agaricus*	Sporangien in 10—11 Tagen.
—	—	15	—	—	dasselbe.
Raffinose	$C_{18}H_{32}O_{16}$	5	feucht	Brot	Sporangien in 8—9 Tagen.
—	—	5	sehr feucht	*Agaricus*	dasselbe in 11—12 Tagen.
—	—	10	feucht	Brot	dasselbe.
—	—	10	sehr feucht	*Agaricus*	dasselbe.
—	—	20	—	—	dasselbe in 9—10 Tagen.
Dextrin [1]	$C_6H_{10}O_5$	5	feucht	Brot	Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	5	sehr feucht	—	dasselbe in 9—10 Tagen.
—	—	5	—	*Agaricus*	dasselbe.
—	—	6	—	—	dasselbe.
—	—	8	—	—	dasselbe.
—	—	9	—	—	dasselbe.
—	—	10	—	—	Zygoten in 5—6 Tagen.
—	—	10	feucht	Brot	Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	15	sehr feucht	—	Zygoten in 5—6 Tagen.
—	—	20	feucht	—	Sporangien in 7—8 Tagen.
—	—	20	sehr feucht	—	Zygoten in 5—6 Tagen.
Inulin	$C_6H_{10}O_5$	5	feucht	—	sehr langsames Wachsthum, Sporangien vereinzelt in 2 bis 3 Wochen.
—	—	5	sehr feucht	*Agaricus*	dasselbe.
Lichenin	$C_6H_{10}O_5$	5	feucht	Brot	wie beim Inulin.
—	—	5	sehr feucht	*Agaricus*	dasselbe.
Glycogen	$C_6H_{10}O_5$	5	feucht	Brot	wie beim Inulin.

Die in der Tabelle aufgeführten Versuche beantworten zunächst die Frage, welche Kohlehydrate oder mehrwerthigen Alkohole mit Gelatine vermischt die Zygotenbildung ermöglichen. Zur besseren Uebersicht will ich die untersuchten Stoffe in zwei Gruppen sondern, in diejenigen, welche bei sonst günstigen Umständen Zygoten liefern und in solche, welche dazu überhaupt nicht fähig sind und nur Sporangien erzeugen. Da mehrfach Substanzen benutzt wurden, die die gleiche chemische Formel besitzen, so will ich diese voranstellen.

	Zygoten bildende Stoffe	Nur Sporangien bildende Stoffe
$C_3H_8O_3$	Glycerin	
$C_4H_{10}O_4$		Erythrit

[1]) Möglichst reines, durch Alkoholfällung gereinigtes Dextrin.

	Zygoten bildende Stoffe	Nur Sporangien bildende Stoffe
$C_5H_{10}O_5$		Arabinose
$C_6H_{12}O_5$		Isodulcit
$C_6H_{14}O_6$	Mannit, Dulcit	Sorbit
$C_6H_{12}O_6$	Traubenzucker, Lävulose, Galactose	Sorbinose
$C_{12}H_{22}O_{11}$	Rohrzucker, Maltose	Milchzucker
$C_{18}H_{32}O_{16}$		Raffinose
$(C_6H_{10}O_5)_n$	Dextrin	Inulin, Lichenin, Glycogen

Die mehrwerthigen Alkohole und Kohlehydrate haben also eine sehr verschiedene Bedeutung für den Geschlechtsprocess von *Sporodinia*. Selbst isomere Verbindungen wie Mannit und Sorbit, Traubenzucker und Sorbinose, Maltose und Milchzucker verhalten sich entgegengesetzt — eine Thatsache, die auch für andere Lebensprocesse, z. B. die Gährung (E. Fischer und H. Thierfelder 94, p. 2031), die Ernährung (Pfeffer 95 und 97, § 66), die Zygotenbildung von *Basidiobolus* (Raciborski 96), nachgewiesen worden ist. E. Fischer (94, p. 3228) hat auf Grund seiner Erfahrungen über die Gährung die Ansicht ausgesprochen, dass dieser Lebensprocess mehr von der molecularen Geometrie als von der Zusammensetzung des Nährmateriales abhänge. Leider konnte wegen Mangels an genügenden Substanzmengen der Einfluss stereoisomerer Körper, wie z. B. der optisch verschieden wirkenden Modificationen des Mannits oder Traubenzuckers bei *Sporodinia* nicht untersucht werden.

Im Wesentlichen sind es die im Pflanzenreich häufiger vorkommenden, leicht löslichen Substanzen, die für den Geschlechtsprocess von *Sporodinia* brauchbares Material liefern, während die dafür ungeeigneten Körper seltener sind oder in der angewandten Form nicht vorkommen. Dann kommt noch hinzu, dass überhaupt die Kohlehydrate mit wahrscheinlich sehr hohem Molekulargewicht, wie solche der Stärkegruppe, wenig brauchbar erscheinen. Der einzige Vertreter dieser Gruppe, der die Zygotenbildung wenn auch relativ schwierig gestattet, ist das Dextrin, während Inulin, Lichenin,

Glycogen unwirksam sind. Am auffälligsten ist aber, dass auch die Stärke, die in 1 proc. Mischung mit Gelatine angewendet wurde, nur Sporangienbildung ermöglicht. Wir müssen uns vorläufig mit der Thatsache begnügen, dass das Mycelium des Pilzes die betreffenden Körper zu langsam und zu schwierig verarbeitet, ohne die näheren Gründe, welche ihrer Eigenschaften dabei wesentlich sind, zu erkennen. Aber es muss stets an die Möglichkeit gedacht werden, dass der Pilz unter besonderen, bisher unbekannten Bedingungen die genannten Substanzen besser verarbeiten könnte, so dass sie doch für die Zygotenbildung genügten. Die Resultate gelten zunächst nur für den Fall, dass diese Stoffe mit Gelatine oder mit Agar, womit ich entsprechende Versuche angestellt habe, vermischt werden.

Die für die Zygotenbildung geeigneten Kohlehydrate und mehrwerthigen Alkohole haben nicht die gleiche Bedeutung; die einen sind für den Process günstiger als die anderen — eine Thatsache, die in die Augen springt, wenn man den Einfluss der Concentration untersucht. Ich habe mich dabei auf die Feststellung der unteren Concentrationsgrenze für jede der Substanzen beschränkt, weil es von besonderem Interesse ist, dass eine solche Grenze überhaupt deutlich existirt. Vor Allem erschien es deshalb wichtig, weil sich dabei ein auffallender Unterschied zwischen Sporangien- und Zygotenbildung herausstellte. Das aus einer Spore entstehende Mycelium vermag bei kaum nachweisbaren Spuren von Nahrung, bei den stärksten Verdünnungen von ihr, Sporangienträger zu bilden, die dann allerdings sehr kümmerlich gestaltet sind und nur wenige reife Sporen erzeugen. Wahrscheinlich genügt dazu wie bei anderen Mucorineen z. B. *Absidia* (van Tieghem 76, p. 356), *Mucor racemosus* (Klebs 96, p. 496), die der Spore mitgegebene Nahrungssubstanz. Die Zygotenträger sind, wie bereits angedeutet wurde, viel anspruchsvoller; sie verlangen auch, dass die Concentration der Nahrung eine bestimmte Grenze übersteigt. Erhöht man über diese Grenze hinaus die Concentration, so wird in dem Verhältniss von Sporangien- und Zygotenbildung nichts geändert; es entscheiden allein die anderen äusseren Bedingungen. Erst nahe der oberen Concentrationsgrenze existiren vielleicht noch kleine Unterschiede in dem Verhalten der beiden Fortpflanzungsorgane; doch habe ich genauere Bestimmungen unterlassen.

Die Feststellung der unteren Concentrationsgrenze war mit grossen Schwierigkeiten verknüpft, weil gerade bei solchen Be-

stimmungen die früher erwähnten Fehlerquellen (S. 25—27) in's Gewicht fallen. Denn je mehr die Concentration des zu untersuchenden Körpers sich der unteren Grenze nähert, um so geringere Aenderungen in den anderen äusseren Bedingungen genügen, um statt der Zygotenbildung die Sporangienbildung zu veranlassen. Schliesslich können die geringsten Fehler in der praktischen Ausführung den Ausschlag für die Sporangienbildung geben. Durch mehrfach und zu verschiedenen Zeiten wiederholte Versuche suchte ich einigermassen sicher zu gehen. Immerhin kann ich die untere Concentrationsgrenze für die neun untersuchten Substanzen nicht anders angeben, als dass ich einmal die Concentration in Gewichtsprocenten anführe, die noch Zygotenbildung gestattet, zweitens jene, bei der der Process bisher nicht beobachtet worden ist. Aus der Tabelle IV ergiebt sich Folgendes:

Substanzen	Untere Concentrationsgrenze zwischen
Traubenzucker	0,5 und 1 %
Dulcit	0,5 „ 1 „
Lävulose	1 „ 2 „
Mannit	1 „ 2 „
Rohrzucker	3 „ 4 „
Maltose	3 „ 4 „
Galactose	4 „ 5 „
Glycerin	4 „ 5 „
Dextrin	8 „ 10 „

Aus diesen Zahlen erkennen wir, dass von allen untersuchten Substanzen Traubenzucker und Dulcit die für die Zygotenbildung günstigsten sind, weil die dafür eben ausreichende Concentration den geringsten Werth besitzt. Die dem Traubenzucker isomere Lävulose muss schon in etwas höherer Concentration angewandt werden; noch mehr ist dies der Fall bei der dritten Hexose, der Galactose. Wir sind nicht im Stande, das verschiedene Verhalten dieser wie der anderen Substanzen auf bestimmte chemische oder physikalische Eigenschaften zurückzuführen. Es lässt sich nicht einmal die Frage von allgemeiner Bedeutung beantworten, warum überhaupt eine solche untere Concentrationsgrenze existirt, warum 0,25 g Traubenzucker (S. 21) in verdünnter Form (0,5 %) für die Zygotenbildung nicht ausreichen, während dieselbe absolute Menge concentrirter angewendet (2,5 %) vollständig genügt. Der nächste

Gedanke wäre wohl, dass das Eindringen der Substanzen in die Pilzzelle von der Concentration abhänge. Hier stehen wir aber wieder vor dem schwierigen Problem, das Eindringen der Zuckerarten zu erklären, weil dieses nicht direct nachweisbar und jedenfalls nicht nach den bekannten Gesetzen der Osmose zu verstehen ist. Nach den neueren Untersuchungen Overton's (95 und 96) über den Zusammenhang der chemischen Constitution mit der Fähigkeit in lebende Zellen einzudringen, gehören gerade die Zuckerarten in Folge ihrer zahlreichen Hydroxylgruppen zu den nichteindringenden Substanzen. Wenn nun diese zweifellos von den lebenden Zellen z. B. der Pilze aufgenommen werden, so kann es nur daran liegen, dass das lebende Protoplasma besondere, uns unbekannte Bedingungen schafft, die eben den Eintritt ermöglichen (vergl. Pfeffer 97, § 17). Dabei bleibt es doch denkbar, dass die Concentration der Lösung insofern von Einfluss ist, als von ihr die in der Zeiteinheit eintretende Menge des Zuckers abhängt. Selbst aus der verdünntesten Lösung vermag das Mycelium den Traubenzucker aufzunehmen; aber die Menge der eindringenden Substanz ist stets so gering, dass sie nur für das Wachsthum, die Athmung, schliesslich für die ungeschlechtliche Fortpflanzung genügt. Die Zygotenbildung dagegen kann nur erfolgen, wenn aus der höher concentrirten Lösung ein stärkerer Strom von Zuckertheilchen beständig in das Mycelium eintritt, so dass ein gewisser Ueberschuss von Zucker stets vorhanden ist. Das Gleiche gilt auch für die einzige unter den neun Substanzen, das Glycerin, welches nachweisbar auf rein osmotischem Wege in die lebende Zelle hineingeht, das aber wegen seines relativ einfachen chemischen Baues überhaupt in grösserer Menge vorhanden sein muss, wenn es für den Aufbau der complicirteren Pilzsubstanzen genügen soll. Nehmen wir einmal an, dass das Bestehen der unteren Concentrationsgrenze sich auf solche Gründe zurückführen lasse, so wird man weiter folgern müssen, dass der Grenzwerth keine constante Grösse ist. Man wird vielmehr erwarten, dass er herabgesetzt werden kann, sobald der für die vegetativen Functionen nothwendige Verbrauch an organischem Baumaterial durch andere beigefügte Stoffe gedeckt wird, so dass die gesammte Menge der langsam eindringenden Kohlehydrate für die Zygotenbildung verwendet werden kann. Die weitere Untersuchung wird ergeben, in welchem Umfange und durch welche andere Substanzen die Concentrationsgrenze sich verändern lässt.

B. Die Kohlehydrate und mehrwerthigen Alkohole gemischt mit Stickstoffverbindungen.

Da organische Stickstoffverbindungen mit Gelatine vermischt nicht im Stande sind, Zygotenbildung zu veranlassen, so muss man ihnen andere organische Substanzen zufügen. Die vorhin behandelte Frage nach der Bedeutung der verschiedenen Kohlehydrate kann daher noch auf einem anderen Wege beantwortet werden, indem man nämlich feststellt, welche von diesen Substanzen, mit Stickstoffverbindungen vereinigt, Zygoten liefern; solche Versuche können als Controle der früheren dienen. Als Stickstoffverbindungen benutzte ich Pepton, meist in 2-, seltener 1proc. Lösung, das mit Gelatine und dem zu prüfenden Kohlehydrat vermischt wurde. Bei diesen Versuchen müssen wir die Kohlehydrate, die für sich allein den Geschlechtsprocess hervorrufen, von jenen trennen, die dazu nicht im Stande sind. Die letzteren wurden in den Concentrationen von 5 und 10% angewandt.

Die Versuche lehrten, dass die Substanzen: Erythrit, Isodulcit, Sorbit, Sorbinose, Milchzucker, Raffinose, Inulin, Lichenin, Glycogen, Stärke auch mit Pepton vermischt keine Zygotenbildung, sondern nur Sporangienbildung gestatten; die früher mit diesen Substanzen erhaltenen Resultate wurden also voll bestätigt. Nur die Arabinose, die für sich allein angewandt die Zygotenbildung nicht erlaubte, lieferte in einer Concentration von 5% mit 2% Pepton Zygoten.

Bei Mischungen der an und für sich günstigen Kohlehydrate mit Gelatine und Pepton interessirte allein die Frage, ob durch seine Beimengung die untere Concentrationsgrenze jener Substanzen herabgesetzt werden könne. Die Versuche mit 0,5% Traubenzucker, oder Dulcit, 1% Mannit oder Laevulose, 4% Glycerin und der jedesmaligen Beimischung von 2% Pepton ergaben trotz lebhafter Myceliumentwickelung keine Zygotenbildung. Dagegen hatten die entsprechenden Versuche mit 3% Rohrzucker, 4% Galactose und auffallender Weise auch mit 5% Dextrin einen positiven Erfolg. Unter 3% liess sich bei dem am meisten geprüften Rohrzucker die Concentration nicht vermindern. Es war überhaupt eine sehr auffällige Erscheinung, dass selbst Mischungen von etwas höher concentrirten Zuckerlösungen mit Pepton äusserst unzuverlässig hinsichtlich der Zygotenbildung waren. Eine Mischung von 5%

Rohrzucker und 2 % Pepton musste ihrer chemischen Zusammensetzung nach für den Geschlechtsprocess ausreichen und reichte auch thatsächlich aus, wenn dieser nur in Bewegung gesetzt werden konnte. Aber dieses gelang in den ersten Monaten der Untersuchung überhaupt nicht, als ich noch eine nicht constant dampfgesättigte Atmosphäre anwandte; es geschah selten, selbst in sehr feuchter Luft, und ich erhielt erst etwas sicherere Resultate, als ich zur Impfung nur Sporen einer *Agaricus*-Kultur benutzte (S. 26). Woran liegt es nun, dass der Zusatz von 2 % Pepton, der so günstig auf das Wachsthum des Myceliums einwirkt, für die Zygotenbildung so wenig förderlich ist? Vielleicht erklärt es sich daraus, dass das Pepton als stickstoffhaltige Verbindung die Sporangienbildung besonders begünstigt, dagegen von relativ geringer Bedeutung für den Geschlechtsprocess ist, während der Rohrzucker umgekehrt gerade diesen fördert. Das Mycelium, das in einer Mischung von Rohrzucker (5 %) und Pepton (2 %) aufwächst, befindet sich in Folge der widerstrebenden Einflüsse in einem höchst labilen Zustand, in dem die kleinsten unmerklichen Umstände den Ausschlag nach dieser oder jener Seite geben, in dem z. B. so unfassbare Unterschiede der Sporen, die entweder auf Brot, Pflaumensaft oder *Agaricus campestris* entstanden sind, entscheidend sein können. Erhöht man die Concentration des Rohrzuckers, so steigt damit die Wahrscheinlichkeit, dass das Mycelium sich für den Geschlechtsprocess entscheidet, und die beigefügte Peptonmenge wird dann mit grossem Vortheil dafür ausgenutzt, so dass die Menge der erzeugten Zygoten viel beträchtlicher ist, als wenn der Rohrzucker allein zur Verfügung steht. Wenn schon das an und für sich günstig ernährende Pepton so unsichere Resultate liefert, so kann es nicht Wunder nehmen, dass andere stickstoffreiche Verbindungen, die geringeren Nährwerth besitzen, noch weniger für das Eintreten der Zygotenbildung entscheiden. Als ich noch die Concentration von 5 % als untere Grenze des Rohrzuckers annahm, habe ich damit nebst Gelatine verschiedenartige Stickstoffverbindungen gemischt, um ihren Einfluss zu prüfen. In sehr feuchter Luft nach Impfung mit Sporen einer *Agaricus*-Kultur beobachtete ich die Zygotenbildung bei:

Asparagin (2 und 1 %), Leucin (2 %), Kreatin (2 %), Harnsäure (gesättigt), Alanin (1 %), Glycocoll (2 %), weinsaurem Ammon (1 %), salpetersaurem, schwefelsaurem Ammon (1 %), salpetersaurem Kali und Natron (2 und 1 %).

Dagegen gelang es nicht, Zygoten zu erhalten bei:
Allantoin (2 %), Tyrosin (gesättigt), Leucin (1 %), Kreatin (1 %), hippursaurem Natron (1 %), Biuret (1 %), Harnstoff (2 %), Hydantoin (0,5 %), Urethan (1 %).

Die vier zuletzt genannten Körper beeinträchtigen mehr oder minder das Wachsthum des Myceliums.

Die positiven Resultate entscheiden wenig, weil später erkannt wurde, dass 5 % Rohrzucker schon allein zur Zygotenbildung genügen kann, die negativen zeigen nur soviel, dass die Beimischung der betreffenden Substanzen dem Geschlechtsprocess eher hinderlich ist. Als ich die Versuche mit 3 % Rohrzucker wiederholte, konnte ich Zygotenbildung nur beobachten bei:
Asparagin (2 %), salpetersaurem Kali (2 %), salpetersaurem Ammon. (2 %), Harnsäure (gesättigt und im Ueberschuss).

Ich darf und will nicht behaupten, dass öfters wiederholte Versuche nicht doch bei diesem oder jenem Stoff positive Resultate geben würden. Die Hauptsache bleibt bestehen, dass die bisher geprüften, stickstoffreichen, organischen Verbindungen weder für sich allein zur Zygotenbildung genügen, noch bei Mischungen mit Kohlehydraten für das Eintreten des Processes wesentlich entscheidend wirken. Dann muss man aber fragen, warum die natürlichen Pflanzensäfte mit sehr viel grösserer Sicherheit die Zygotenbildung veranlassen, als die Mischungen von Rohrzucker und Pepton, obwohl diese Substrate jenen ersteren wenig nachstehen, was die Menge der erzeugten Zygoten betrifft. An der chemischen Zusammensetzung der Säfte von *Agaricus campestris*, *Daucus Carota*, den Pflaumen, müssen unstreitig noch andere Stoffe theilnehmen, die bei der Entscheidung über die Art der Fortpflanzung eine Rolle spielen. Dafür sprechen auch die Untersuchungen mit Brotkulturen. Stärke, nur mit Gelatine vermischt, gestattet keine Zygotenbildung und auch dann nicht, wenn sie mit Pepton (2 %) gemischt wird. Nimmt man feuchtes Brot, so kann man wegen Beimengungen irgend welcher anderen Stoffe Zygoten erhalten, jedoch nur, wenn man für sehr feuchte Luft sorgt. Erst wenn man das Brot mit etwas Pflaumensaft tränkt, erhält man ein Substrat, das mit unbedingter Sicherheit auch in einer nicht ganz dampfgesättigten Atmosphäre den Geschlechtsprocess hervorruft. Da die Säfte von Pflaumen, Hutschwämmen etc. stark sauer reagiren, so lag die Aufforderung vor, den Einfluss der organischen Säuren genauer zu untersuchen.

C. Die organischen Säuren und ihre Salze.

Hauptsächlich wurden als Vertreter der organischen Säuren die beiden im Pflanzenreich verbreiteten Substanzen, die Weinsäure und die Apfelsäure, zu den Versuchen benutzt, bei denen sie in den Concentrationen von 0,05, 0,1, 0,2, 0,5 und 1 % mit Rohrzucker (5 und 3 %) und Gelatine (5 %) gemischt wurden. Bei der Sterilisation bewirkt der Säurezusatz eine Art Fällung der Gelatine, so dass diese beim Erkalten nur noch schwach gerinnt. Dadurch wird der Nachtheil erzeugt, dass das Mycelium länger in der Gallerte verbleibt und erst später sich in die Luft erhebt (S. 27). Indessen stimmen alle Versuche darin überein, dass der Säurezusatz die Zygotenbildung hemmt. In der sehr feuchten Luft, die stets die Kulturen umgab, wurde in erster Linie das Wachsthum des Luftmyceliums gefördert, das in einer dichten Masse von 2—3 cm Höhe das Kulturglas erfüllte. Bei den niederen Concentrationen der Säure (0,05—0,2 %) entstanden schliesslich Sporangien; bei 0,5 und 1 % war ihre Bildung sehr beschränkt oder fehlte vollständig. Wahrscheinlich beruht auf der Entstehung freier Säure die Erscheinung, dass auf Substraten von *Agaricus campestris*, *Daucus Carota*, die von Bakterien verunreinigt sind, das *Sporodinia*-Mycelium häufig ganz steril bleibt. Nebenbei könnten auch andere Stoffwechselproducte der Bakterien bei dieser Hemmung jeglicher Fortpflanzung des Pilzes mitwirken.

In anderer Weise als die freien Säuren verhalten sich ihre Salze, von denen sowohl die neutralen als die sauren benutzt wurden. Die neutralen Verbindungen, wie z. B. weinsaures Kali, Natron, citronensaures Kali, Natron (1 %), apfelsaurer Kalk (gesättigt), citronensaures Eisen (0,5 %), bernsteinsaures Natron (1 %) fördern in Mischungen mit 5 % Rohrzucker das Mycelwachsthum, ohne aber einen merkbaren Einfluss im positiven oder negativen Sinne auf die Zygotenbildung auszuüben. Auch das noch besser ernährende, weinsaure Ammoniak wirkt in dieser Hinsicht kaum günstiger als eine der genannten Substanzen. Dagegen befördern die sauren Verbindungen in deutlichem Grade den Geschlechtsprocess. Die meisten Versuche wurden mit saurem weinsaurem Kali angestellt, ein Salz, welches sich bei Zimmertemperatur nur zu einer ca. 0,5 % Lösung auflöst. Für die Versuche wandte ich meistens eine Salzmenge an, die einer 1 proc. Lösung entsprach, in

der Wärme sich auch löste, die sich aber beim Erkalten in der Gallerte zum Theil ausschied; ich hatte bemerkt, dass solche Substrate besser wirkten als diejenigen mit 0,5%. In der Gelatine mit 5% Rohrzucker und Weinstein breitet sich das Mycelium schneller aus als auf reiner Rohrzucker-Gelatine und erzeugt vor Allem mit viel grösserer Sicherheit als bei Rohrzucker-Pepton Zygoten. Der fördernde Einfluss des Weinsteins zeigt sich dann weiter darin, dass die Concentration des Rohrzuckers herabgesetzt werden kann. Eine Mischung von 3% Rohrzucker und 1% Weinstein lieferte Zygoten, ebenso eine solche von 2% Rohrzucker, 2% Pepton und Weinstein. Diese günstige Wirkung des Weinsteins liess es als möglich erscheinen, dass seine Mischung mit den Kohlehydraten etc., die früher als ungeeignet befunden worden waren, doch die Zygotenbildung veranlassen könnte. Die Versuche mit Milchzucker, Raffinose, Inulin, Isodulcit fielen aber negativ aus.

Dem sauren weinsauren Kali entsprechend verhielt sich der saure apfelsaure Kalk; beide stimmten auch darin überein, dass jedes für sich, mit Gelatine vermischt, nur ein kümmerliches Wachsthum und eine schwächliche Sporangienentwickelung erlaubte. Am günstigsten erwies sich das saure apfelsaure Ammon, das stets in 1proc. Lösung angewandt wurde. Mit Rohrzucker und Gelatine vermischt, rief dieses Salz ein sehr lebhaftes Wachsthum hervor, und es traten auf solchen Substraten die Zygoten mit sehr grosser Sicherheit hervor. Als ich dann die betreffende Verbindung allein mit Gelatine vermischte, gelang es mir wider alle Erwartung, Zygotenbildung zu beobachten. Für das Gelingen des Versuches ist es sehr wesentlich, dass die Kultur vollkommen bakterienfrei ist. Saures apfelsaures Ammon ist bis jetzt der relativ einfachste, organische Körper, der, mit Gelatine vereinigt, den Geschlechtsprocess zu erregen vermag; unzweifelhaft kommt dabei neben der Apfelsäure als Kohlenstoffquelle auch das Ammon als Stickstoffverbindung in Betracht, das als solche bei der kräftigen Entwickelung des Myceliums wesentlich mitwirkt. Der dritte, für die Zygotenbildung speciell günstige Charakter des sauren apfelsauren Ammons liegt gerade in seiner Eigenschaft, die es als saure Verbindung besitzt, wenn auch der nähere Zusammenhang zwischen der sauren Reaction und Zygotenbildung unerklärt ist. Wenn die sauren Salze der Wein- und Apfelsäure für den Geschlechtsprocess günstiger wirken, als die freien Säuren oder die neutralen Salze, so folgt daraus ohne weiteres, dass der Nährwerth nicht zur Er-

klärung herangezogen werden kann. Ebensowenig darf man sich darauf berufen, dass die organischen Säuren für den Athmungsprocess verbraucht werden (vergl. z. B. Warburg 86, S. 109, Wehmer 93, S. 56), weil nicht einzusehen ist, warum die sauren Salze ein besseres Material für den Verbrennungsprocess abgeben sollten, als die neutralen Salze oder die freien Säuren. Also müssen andere unbekannte Eigenschaften der sauren Salze eine Rolle spielen. Vielleicht gelingt es später die eigenthümliche Wirkung des Weinsteins etc. auf den Geschlechtsprocess von *Sporodinia* in einen Zusammenhang mit einer Beobachtung zu bringen, die ich früher (88, S. 544) an *Zygnema* gemacht habe. Ich stellte fest, dass *Zygnema* in 20% Rohrzucker im Dunkeln sich nicht zu verändern, vor Allem nicht zu wachsen vermochte, während die Alge in den gleichen Versuchen, aber bei Zusatz von 0,05—0,1% Eisenweinstein, deutliches Wachsthum zeigte. Ich habe damals den Gedanken ausgesprochen, dass der Eisenweinstein die Hautschicht des lebenden Protoplasten so verändere, dass sie für den Eintritt des Zuckers in die Zelle permeabler würde. Es wäre denkbar, dass den sauren Salzen gewisser organischer Säuren allgemein diese Eigenschaft zukäme, dass sie auch bei *Sporodinia* ein rascheres Eindringen des Zuckers in die Zelle bewirkten, in Folge dessen in jedem Augenblick ein Ueberschuss an Kohlehydrat vorhanden wäre, der für die Zygotenbildung verbraucht werden könnte. Wir würden dann ferner verstehen, warum ein Zusatz von Weinstein die Concentrationsgrenze des Rohrzuckers leichter herabsetzt und vortheilhafter für die Zygotenbildung ist, als die Vermischung mit Substanzen von viel höherem Nährwerth, wie z. B. dem Pepton. Wie es sich nun mit dieser Hypothese auch verhalten möge, so viel lehren die Versuche sicher, dass die sauren Salze von Wein- und Apfelsäure, die sich in allen natürlichen Pflanzensäften mehr oder minder vorfinden, wesentlich dabei betheiligt sind, dass Substrate wie *Agaricus campestris*, *Daucus Carota*, Pflaumen so ausserordentlich günstig für den Geschlechtsprocess von *Sporodinia* wirken.

Von anderen organischen Stoffgruppen, die im Pflanzenreich verbreitet sind, habe ich noch die Glycoside auf ihre Wirkung für die Fortpflanzung von *Sporodinia* geprüft, so Aesculin (gesättigt), Amygdalin (0,5 und 1%), Salicin (1%), Saponin (2%), Arbutin (2%), Coniferin (gesättigt). Unter diesen Glycosiden kommt eigentlich nur dem Aesculin eine gewisse Bedeutung zu; in der Mischung mit Gelatine wird es vom Pilz verarbeitet, wie aus dem

relativ kräftigen Wachsthum des Myceliums hervorgeht. Doch entstehen immer nur Sporangienträger; und das gleiche ist der Fall, wenn Aesculin mit 3 % Rohrzucker oder mit 2 % Pepton gemischt wird, obwohl dann der Pilz sich ganz besonders üppig entwickelt. Die anderen Glycoside wirken für sich allein (und mit Gelatine), wie auch in Mischungen mit Rohrzucker oder Pepton ungünstig ein, so dass das Mycelium schlecht wächst und bald abstirbt. Auf Gelatine mit Amygdalin (1 %) wird das Glycosid unzweifelhaft durch den Pilz zersetzt, wie der starke Geruch nach Bittermandelöl anzeigt. Nach einiger Zeit stirbt aber das Mycelium ab. Noch weniger Erfolg hatten die Versuche, den Pilz zur Fortpflanzung zu bringen, indem man ihm Fettkörper zur Verfügung stellte. Die Sporen keimten weder auf Gelatine mit fein emulgirtem Olivenöl oder mit medicinischer Seife, noch auf Gelatine mit 1proc. stearinsaurem Natron. Der letztere Körper, mit 2 % Pepton gemischt, gestattet ein kräftiges Wachsthum des Myceliums, aber mit ausschliesslicher Bildung von Sporangien.

Als allgemeinstes Resultat der vorhergehenden Untersuchung ergiebt sich die wichtige Thatsache, dass bei *Sporodinia* die Sporangien- und Zygotenbildung sich gegenüber der chemischen Zusammensetzung der Substrate wesentlich verschieden verhalten. Deshalb gelingt es leicht und mit grösster Sicherheit, durch Aenderung der Nahrungssubstanz die eine oder die andere Fortpflanzungsweise nach Belieben zu veranlassen. Ferner lehren die Versuche im Einzelnen, welche organischen Stoffe für das Wachsthum und namentlich die Fortpflanzung nothwendig, oder wenigstens förderlich sind und welche dafür gleichgültig oder direct schädlich sind. Macht man sich auf Grund dieser Kenntnisse ein künstliches Substrat aus einem Kohlehydrat, z. B. Trauben- oder Rohrzucker, einem stickstoffhaltigen Körper, z. B. Pepton oder eine Ammoniakverbindung und fügt noch ein saures apfelsaures oder weinsaures Salz, z. B. Weinstein hinzu, so treten in feuchter Luft die Zygoten, in relativ trockener die Sporangien in der gleichen Zeit und mit derselben Ueppigkeit auf wie auf den besten natürlichen Substraten.

III. Der Einfluss der Temperatur und des Lichtes.

Die Erfahrungen an den bisher näher untersuchten Pilzen (vergl. z. B. Bachmann 95, Klebs 96) haben erwiesen, dass die Temperatur auf die Art der Fortpflanzung von Einfluss ist. Für

Sporodinia musste dies gleichfalls erwartet werden, um so mehr, als die entscheidende Bedeutung der Luftfeuchtigkeit für die Fortpflanzung unzweifelhaft war.

Die untere Temperaturgrenze für das Wachsthum des Pilzes liegt etwa bei 1—2° C., bei welcher Temperatur nach 10 Tagen nur eine höchst spärliche Keimung einzelner Sporen beobachtet wurde. Die Bildung der Fortpflanzungsorgane geht bei 5—6° C. äusserst langsam vor sich; ich muss es unentschieden lassen, ob die beiden Arten der Fortpflanzung sich einer solchen niederen Temperatur gegenüber etwas verschieden verhalten. Die obere Temperaturgrenze liegt zwischen 31 und 32° C.; weder auf *Daucus Carota* noch auf Agar-Pflaumensaft können bei 31° C. die Fortpflanzungsorgane entstehen, während eine schwache Keimung der Sporen noch möglich ist. Das Optimum für die Fortpflanzung liegt zwischen 21 und 24° C. Bei einer solchen Temperatur entstehen die Fortpflanzungsorgane auf Scheiben von *Daucus Carota* in 36—48 Stunden nach der Aussaat. Bei einer Zimmertemperatur von 15—20° C. dauert es ca. 3 Tage, bei 10—13° C. 5 Tage, bis die Organe erscheinen.

Die für meine Untersuchung wichtigste Frage bezieht sich auf den Einfluss der Temperatur bei der Entscheidung, welche Organe vom Mycelium gebildet werden. Die bei verschiedenartigsten Temperaturen angestellten Versuche stimmten alle darin überein, dass zwischen 6 und 26° C. die Temperatur nur insofern einen Einfluss hat, als von ihr die relative Feuchtigkeit der Luft abhängt; es ist für das Resultat gleichgültig, ob ich den Versuch z. B. bei 7—8° C. oder bei 25° C. mache. Sowie für eine feuchte Luft gesorgt wird, entstehen Zygoten, während Sporangienträger gebildet werden, wenn die Hyphen lebhaft transpiriren können. Es ist nun zweifellos, dass die Temperatur auf die Transpiration der Hyphen selbst einen directen Einfluss hat; die Versuche von Bonnier und Mangin (84, S. 296) haben zu dem vorauszusehenden Resultat geführt, dass die Transpiration der Pilze mit steigender Temperatur vermehrt wird. Folglich müsste auch eine Steigerung der Temperatur eine Förderung der Sporangienbildung mit sich bringen. In der That ergab sich dieses Resultat bei Versuchen, die mit Hilfe zweier nebeneinander stehender Thermostaten ausgeführt wurden. Man nimmt zwei gleiche Kulturen auf Brot mit Pflaumensaft, das in 8 cm hohen Bechergläschen sich befindet, die mit einem Uhrschälchen bedeckt sind, und man stellt die eine Kultur in einen Thermostaten mit 21° C., die andere in den zweiten mit 28°. Die erste Kultur

bildet lebhaft Zygoten, die andere an sehr kräftigen Trägern Sporangien. Man kann dieses Resultat innerhalb 24 Stunden erhalten, wenn man die betreffenden Kulturen erst dann zum Versuche benutzt, sobald das Mycelium deutlich entwickelt ist. Genau wie die Brotkulturen verhalten sich die Kulturen auf *Daucus Carota* und *Agaricus campestris*. Die Versuche sind allerdings nicht ganz einwandfrei, weil bei 28° C. die Gläschen von einer Luft umgeben sind, die relativ trockener ist, als diejenige bei 21° C. Aber dieser kleine Unterschied wird wohl andererseits dadurch ausgeglichen, dass bei 28° C. die Wasserverdunstung des Substrates selbst stärker ist als bei 21° C. Der wesentliche Grund für das entgegengesetzte Verhalten der sonst gleichen Kulturen in den beiden Thermostaten kann nur in der lebhaften Förderung der Transpiration liegen, die durch die Temperatur von 28° C. bei den Hyphen selbst erregt wird. Auf allen Substraten kann man bei 21° C. leicht Sporangienbildung hervorrufen, wenn man durch Verschieben des Glasdeckels die Entstehung eines feuchten Luftraumes über dem Pilz verhindert. Will man nun umgekehrt bei 28° C. Zygotenbildung veranlassen, indem man die Brotkulturen etc. innerhalb des Thermostaten in eine feuchte Kammer stellt, so gelingt der Versuch nicht. Unter solchen Umständen wird das Wachsthum des Myceliums in hohem Maasse gefördert; Geschlechtsorgane können noch vereinzelt angelegt werden, ohne dass es aber zur Ausbildung reifer Zygoten kommt. Auch Sporangienträger werden nicht gebildet, so dass man nur steriles Mycelium erhält. In den ersten Tagen des Versuches kann dieses noch zur Sporangienbildung gebracht werden, wenn man für Transpiration sorgt. Mit Hilfe solcher Versuche stellte ich fest, dass das Temperaturmaximum für die Zygotenbildung etwas niedriger liegt als für die Sporangienbildung; für die erstere liegt es bei 27—28, für die letztere bei 29—30° C. Bei 30° C. können noch Sporangienträger angelegt, aber nicht mehr zur normalen Reife gebracht werden. In sehr feuchter Luft bleibt schon bei 28° C. Sporangienbildung aus.

Die hemmende Wirkung, welche eine höhere Temperatur auf den Geschlechtsprocess ausübt, beginnt langsam bei 26° C. (vergl. den Abschnitt über Parthenogenesis) und ist als ein directer Einfluss der Wärme aufzufassen. Denn wenn es auch denkbar wäre, dass durch die ebenfalls gesteigerte Athmung eine hemmend wirkende Transpiration in der feuchten Luft veranlasst wird, so spricht gerade das Fehlen der Sporangienbildung dafür, dass die Trans-

spiration bei der Unterdrückung des Geschlechtsprocesses nicht in Frage kommt.

Die Versuche mit höheren Temperaturen mussten oft wiederholt werden, weil eine Anzahl durch die lebhafte Entwickelung von Bakterien ungünstig beeinflusst wurde. Noch auffallender als bei Zimmerkulturen zeigten sich die Folgen der 'Bakterienvegetation darin, dass sich nur steriles Luftmycelium bildete. Merkwürdiger war es, dass eine ganze Menge bakterienfreier Kulturen auf einem Agar-Pflaumensaft schon bei 22° C. völlig steriles Mycelium entwickelte, welches Sporangien nur ausbildete, wenn für Transpiration gesorgt wurde. Diese geschlechtliche Sterilität war sehr wahrscheinlich durch die zufällig sehr saure Reaction des angewandten Pflaumensaftes bedingt. Denn auch andere starksaure Substrate, z. B. Mischungen von Gelatine-Rohrzucker und Weinstein zeigten bei 22—24° C. in feuchter Luft häufig nur steriles Mycelium. Es scheint, als ob die constante Temperatur von 22—25° C. die hemmende Wirkung der Säuren (siehe S. 38) steigerte.

Während die Wärme eine nothwendige Lebensbedingung des Pilzes ist, gehört das Licht zu den äusseren Einflüssen, die wohl bestimmend eingreifen können, aber nicht eingreifen müssen. Denn die Entwickelung des Pilzes, seine Fortpflanzung, gleich ob geschlechtlich oder ungeschlechtlich, kann bei völliger Dunkelheit normal verlaufen. Aber ebenso unzweifelhaft ist es, dass das Licht einen wesentlichen Einfluss auf die Art der Fortpflanzung ausüben kann. Man nehme zwei gleiche Kulturen auf *Daucus Carota* in Glasdosen und stelle sie im Sommer (Juli) an ein helles, von directer Sonne nicht getroffenes Fenster. Wenn die eine Kultur dem Licht ausgesetzt bleibt, die andere danebenstehende verdunkelt wird, so entstehen nach wenigen Tagen an der ersteren Sporangienträger, an der letzteren Zygoten. Das Resultat erklärt sich sehr einfach daraus, dass das Licht die Transpiration der Lufthyphen steigert und zur Umwandlung in Sporangienträger zwingt. Längst bekannt ist die Thatsache, dass das Licht die Transpiration der höheren Pflanzen vermehrt (vergl. Pfeffer 97, S. 228); Bonnier und Mangin (84, p. 298) haben nachgewiesen, dass selbst diffuses Licht die Transpiration von Hutpilzen erhöht, und es wäre mehr wie wunderbar, wenn die zarten empfindlichen Lufthyphen von *Sporodinia* nicht dem gleichen Lichteinfluss unterworfen wären. Helles Licht als solches wirkt nicht unmittelbar hemmend auf die Zygotenbildung ein, sondern nur durch Steigerung der Transpiration.

So wie man die Kultur auf *Daucus Carota* in einer feuchten Kammer dem gleich hellen, aber diffusen Licht aussetzt, so entstehen in ihnen wegen Beschränkung der Transpiration nur Zygoten.

Die Begünstigung der Sporangienbildung durch das Licht kann in praktischer Hinsicht von grosser Bedeutung sein. Für die zahlreichen Versuche brauchte ich während mehrerer Monate stets frische Sporen des Pilzes, namentlich aus Kulturen auf *Agaricus campestris*. Zu trockene Substrate durfte ich nicht nehmen, da das Wachsthum des Pilzes auf diesen sehr langsam war. Bei feuchten Substraten konnte ich allerdings stets Sporangienbildung erhalten, wenn ich den Deckel des Kulturgefässes abnahm; aber hier bestand die grosse Gefahr, dass das Sporenmaterial verunreinigt wurde. Wenn ich nun die Glasdosen nach der Impfung des Substrates recht hell stellte, so bewirkte die durch das Licht erregte Transspiration die Entstehung von Sporangienträgern, ohne dass an der Kultur sonst irgend etwas verändert wurde.

Bei Anwendung aller jener Substrate, die ihrer chemischen Zusammensetzung nach besonders günstig für die Zygotenbildung sind, muss man recht helles, diffuses Licht anwenden, um diesen Process zu unterdrücken und an seiner Stelle Sporangienbildung hervorzurufen. Im Herbst und Winter brachte ich die Kulturen kurze Zeit direct in die Sonne. Dagegen bei jenen Substraten, bei denen der Geschlechtsprocess überhaupt nur schwer gegenüber der Sporangienbildung zur Herrschaft kommen kann, genügt bereits ein relativ schwaches Licht, um durch schwache Erregung der Transspiration stets der Sporangienbildung zum Siege zu verhelfen. Sowie man die Kulturen einer directen Sonnenbeleuchtung aussetzt, vereinigt sich mit der Lichtwirkung die Wirkung der Wärme zu einer sehr lebhaften Steigerung der Transpiration. Bei der Zartheit der Pilzhyphen liegt dann die Gefahr sehr nahe, dass die Transpiration schädlich wird und den Tod herbeiführt. Ueberhaupt wirkt Sonnenlicht, abgesehen von der Wasserverdunstung, schliesslich tödtlich. Wenn man eine Kultur auf *Daucus Carota* mit bereits entwickeltem Mycelium eine Stunde der Septembersonne aussetzt, wird gewöhnlich der Pilz zum Absterben gebracht; oder es wird wenigstens das oberflächliche Mycelium getödtet, und es entwickeln sich im Dunkeln langsam neue Hyphen aus den im Substrat lebend gebliebenen Theilen. Die Hauptrolle bei dieser schädlichen Wirkung directer Sonnenbeleuchtung spielt die hohe Temperatur. Denn wenn man eine Kultur auf *Daucus Carota* mit jungem Mycelium in ein wasser-

dicht schliessendes Glasgefäss bringt und dieses in Wasser untergetaucht hält, dessen Temperatur nie über 20° C. steigt, so kann die Sonne eines Septembertages im Freien 5—6 Stunden auf die Kultur wirken, ohne die Lebensfähigkeit des Pilzes auffallend zu beeinträchtigen. Solche Versuche wurden hauptsächlich deshalb angestellt, um zu erfahren, ob das Licht noch in specifischer Weise auf die Fortpflanzung einwirke. Bei der Art der Versuchsanstellung befand sich der Pilz während der Sonnenbeleuchtung in constant feuchter Luft. Wenn unter diesen Umständen Sporangienbildung eingetreten wäre, so hätte man daraus schliessen müssen, dass das Licht die Zygotenbildung stärker beeinflusse als die Sporangienbildung. Die Resultate der Versuche liessen davon nichts erkennen, da in der Mehrzahl die Zygotenträger normal zur Ausbildung kamen; nur selten trat nach 24 Stunden im Laboratorium Sporangienbildung ein. Doch sollten die Versuche bei intensiverer Beleuchtung z. B. im Hochsommer oder bei längerer Dauer der Beleuchtung wiederholt werden.

IV. Ueber die Parthenogenesis.

De Bary (64, S. 81) beobachtete als der erste, dass die Geschlechtskeulen an den Zygotenträgern von *Sporodinia* sich unter Umständen nicht vereinigten, sondern nach Bildung einer Scheidewand je eine zygotenähnliche „Azygospore“ erzeugten (Fig. 2*C*, S. 3). In der Structur sowie in der Keimung verhielten sich diese Gebilde, die als Parthenosporen bezeichnet werden sollen, vollkommen gleich wie die durch einen Verschmelzungsprocess entstandenen Zygoten. Van Tieghem (76, S. 359) hat die Beobachtungen De Bary's auch für andere Mucorineen, z. B. *Absidia* bestätigt; Léger (95, S. 52) zeigte, dass die Parthenosporen von *Sporodinia* auch in dem inneren Bau den Zygoten gleichen. Die genannten Forscher haben die Parthenosporen zufällig in ihren Kulturen gefunden, ohne auf die Bedingungen ihrer Bildung näher einzugehen. Solche besonderen Bedingungen müssen aber dabei wirksam sein, weil bei allen günstig zusammengesetzten Substraten, bei geeigneter Feuchtigkeit und Temperatur nur Zygoten ausgebildet werden; ich habe zahlreiche Kulturen durchgemustert, ohne überhaupt Parthenosporen zu sehen. Solche treten manchmal vereinzelt gegen das Ende der Zygotenbildung auf. Mir kam es darauf an, die äusseren Be-

dingungen in solcher Form anzuwenden, dass die Parthenosporen mit Sicherheit und in grosser Menge zu erhalten sind. Von vornherein war es wahrscheinlich, dass die Parthenosporen dann entstehen würden, wenn die eben erscheinenden Träger mit jungen Geschlechtskeulen durch Veränderungen der Aussenwelt betroffen würden, die in schwachem Grade hemmend auf den Geschlechtsprocess wirken. Alle die überhaupt in Frage kommenden Lebensbedingungen können bei einem gewissen Grade ihrer Wirkung die Parthenosporenbildung veranlassen.

A. Die Luftfeuchtigkeit.

Wenn man eine Kultur auf *Daucus Carota*, auf der eben Zygotenträger erscheinen, trockener Zimmerluft aussetzt, so dient die plötzliche Herabsetzung der Luftfeuchtigkeit nur dazu, die Organe zum Vertrocknen zu bringen. Will man zu dem gewünschten Resultat gelangen, so muss die Verminderung der Luftfeuchtigkeit allmählich geschehen. Zu diesem Zwecke stellt man die Kultur mit jungen Zygotenträgern neben ein Schälchen mit Chlorcalcium unter eine grosse Glocke, die gegen aussen luftdicht abgeschlossen ist. Langsam zieht das Chlorcalcium den Wasserdampf der Luft an sich und trocknet sie. Die Zygotenträger bleiben lebend, reifen die vor dem Versuch schon durch Verschmelzung entstandenen Zygoten aus und entwickeln zugleich die eben angelegten Geschlechtskeulen zu Parthenosporen. Man bemerkt auch Zwischenzustände, Zygoten, die durch eine äquatoriale Einschnürung ihre Entstehung aus zwei Zellen noch andeuten, andererseits zwei dicht aneinander gepresste Parthenosporen, die nur scheinbar einer Zygote gleichen.

B. Die Temperatur.

Die Steigerung der Temperatur bewirkt eine Erhöhung der Transpiration und kann dadurch zum Mittel werden, die geschlechtliche Vereinigung zu hemmen. Ich brachte Kulturen im geeigneten Stadium unbedeckt in den Thermostat bei 24—26° C. Der Erfolg war nicht schlagend, da neben vielen gut ausreifenden Zygoten nur vereinzelte Parthenosporen auftraten. Höchst wahrscheinlich erklärt sich diese Thatsache daraus, dass durch die höhere Temperatur die Wasserdampfabgabe von Seiten des Substrates in den ersten

Stunden so lebhaft war, dass die Zygotenträger sich in einer sehr feuchten Luftschicht befanden und ihre Zygoten normal ausbilden konnten. Neue Träger wurden nicht mehr entwickelt, sondern durch Sporangienträger ersetzt. Ich stellte darauf gleiche Kulturen bedeckt in den Thermostat mit 28° C., wo die Ausbildung der Zygoten überhaupt nicht möglich ist. Nach einem Aufenthalt von 10—12 Stunden wurden die Kulturen wieder in's Zimmer gebracht. Ein Theil von den Geschlechtskeulen hatte sich nach 24 Stunden gebräunt, aber nicht weiter entwickelt; ein anderer Theil hatte sich zu Parthenosporen umgebildet. Sehr viel günstiger fielen die Versuche aus, als ich Kulturen auf *Daucus Carota*, Agar-Pflaumensaft etc. in sehr feuchter Luft einer constanten Temperatur von 26 bis 27° C. aussetzte. Hier kam nicht die Transpiration in Betracht, vielmehr die specifisch hemmende Wirkung, welche eine höhere Temperatur von 26—27° C. auf die Zygotenbildung ausübt. Nach 24 Stunden waren auf den Substraten Parthenosporen in sehr grosser Anzahl entstanden. Benutzte ich Kulturen, auf denen nur vegetatives Mycelium zu bemerken war, so wurden ausschliesslich Parthenosporen gebildet, wenn auch der Nachtheil bestand, dass die Bildung der Zygotenträger durch die Entwickelung von sterilem Luftmycelium beschränkt wurde. Die gleiche Wirkung wie durch höhere Temperatur kann man durch niedere Temperatur erreichen. Ich brachte Kulturen auf *Daucus Carota*, Agar-Pflaumensaft mit jungen Zygotenträgern in den Eiskasten und liess sie bei 0—1° C. 3 Tage stehen. Anscheinend veränderte sich die Kultur nicht, und jedenfalls kam keine Reifung oder Bräunung zu Stande. Als ich aber die Kulturen in das warme Zimmer brachte, so entwickelten sich nach 24 Stunden fast ausschliesslich Parthenosporen. Der Aufenthalt bei niederer Temperatur macht demnach die Geschlechtskeulen unfähig, sich zu vereinigen, ohne aber ihre Entwickelungsfähigkeit zu vernichten. Diese Wirkung zeigen nur die von niederer Temperatur direct betroffenen Geschlechtskeulen, während das Mycelium sofort im Stande ist, nach dem Uebergang in's warme Zimmer an neuen Trägern normale Zygoten zu bilden.

C. Das Licht.

Da sehr helle Beleuchtung die Bildung der Zygotenträger hemmt, so war anzunehmen, dass bei einer gewissen Intensität nur die geschlechtliche Vereinigung behindert wird, während Partheno-

sporen sich auszubilden vermögen. In der That kann man diese auf solchem Wege erhalten; nur lässt sich die Intensität nicht genauer angeben, da Versuche mit künstlichen Lichtquellen nicht angestellt wurden. In praktischer Beziehung verfährt man am besten, wenn man die Kultur mit jungen Zygotenträgern abwechselnd kurze Zeit in die directe Sonne und in helles diffuses Licht stellt. Licht und Temperatur wirken dann zusammen, um die Bildung von Parthenosporen zu veranlassen. Bei jenen Versuchen, in denen die Kulturen auf *Daucus Carota* der Sonne, aber unter Vermeidung einer stärkeren Temperaturerhöhung ausgesetzt wurden (S. 46), habe ich regelmässig eine Anzahl Parthenosporen beobachtet, aber nicht in so überwiegender Menge wie in den eben besprochenen Versuchen.

D. Der Luftdruck.

Bei starker Verminderung des Luftdruckes und damit des Partiärdruckes des Sauerstoffs ist das Mycelium nicht im Stande, Geschlechtsorgane zu bilden. Man konnte erwarten, dass ein Luftdruck, der sich etwas über den Grenzwerth erhebt, die Bildung von Parthenosporen herbeiführen würde. Die Versuche bestätigten die Voraussetzung, ergaben aber zugleich das auffallende Resultat, dass noch bei einem Luftdruck, der beträchtlich den Grenzwerth übersteigt, die normale Vereinigung der Geschlechtszellen gehemmt ist. Man hat in der Verminderung des Luftdruckes ein ganz sicheres Mittel in der Hand, Parthenosporen zu gewinnen. Bei Kulturen auf *Daucus Carota*, die mit eben entstehenden Zygotenträgern einem Luftdruck von ca. 50 mm Quecksilber ausgesetzt werden, bilden alle noch nicht vor dem Versuch etwa verschmolzenen Geschlechtskeulen Parthenosporen. Nimmt man zu dem Versuche eine junge Kultur, die nur Mycelium besitzt, so entstehen überhaupt nur Parthenosporen, deren absolute Menge allerdings nicht sehr gross ist, weil das Luftmycelium sehr stark in seinem Wachsthum gefördert ist. Selbst noch bei einem Luftdruck von 100 mm Quecksilber findet sich neben Zygoten eine Anzahl Parthenosporen vor.

E. Die Ernährung.

Die Erwartung, dass auf allen jenen Substraten, die nicht sehr günstig für die Zygotenbildung zusammengesetzt sind, leicht Partheno-

sporen entstehen würden, hat sich bei den Versuchen nicht bestätigt. Auf Substraten z. B. von Gelatine mit 4 % Rohrzucker oder mit 3 % Rohrzucker und Harnsäure etc. entstanden fast aussschliesslich Zygoten. Eher konnte man die Parthenosporen vereinzelt auf den günstigen Substraten beobachten, wenn die Kultur in Folge der Erschöpfung des Nährmaterials sich ihrem Ende näherte. Nie erhielt ich aber auf diesem Wege eine wirklich reichliche Bildung der Parthenosporen; man darf daher nur sagen, dass Nahrungsmangel unter Umständen dahin wirken kann, den Process zu begünstigen.

Die verschiedenartigen, bei dem Geschlechtsprocess des Pilzes eingreifenden Bedingungen vermögen also bei einem gewissen Maasse ihrer Wirkung die Vereinigung der Geschlechtszellen zu hemmen und die Bildung von Parthenosporen zu veranlassen, die in ihrem ganzen Verhalten den geschlechtlich erzeugten Zygoten entsprechen, nur dass sie in der Regel kleiner als diese sind. Genau wie bei den Conjugaten (Klebs 96, S. 250) ist auch bei *Sporodinia* die geschlechtliche Vereinigung für die Bildung der Ruhesporen nicht eine nothwendige, sondern nur eine facultative Bedingung.

V. Zusammenfassung und Allgemeines.

Sporodinia grandis ist ein ausgezeichnetes Beispiel für den Nachweis, dass die Fortpflanzung in nothwendiger Abhängigkeit von bestimmten äusseren Bedingungen steht. Die leichte sichere Kultur des Pilzes auf Substraten, wie Rüben von *Daucus Carota*, Brot mit Pflaumensaft, gekochten Schwämmen, sein rasches Wachsthum, die Grösse seiner Fortpflanzungsorgane erleichtern in hohem Grade die physiologische Untersuchung, die zu allen Zeiten des Jahres vorgenommen werden kann. Wenn *Sporodinia* sich in der freien Natur nur auf modernden Hutpilzen im Herbst vorfindet, so gehört doch weder der Ort noch die Zeit zu den nothwendigen Bedingungen ihres Auftretens.

Den wesentlichen Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Fortpflanzung von *Sporodinia* hat zuerst van Tieghem erkannt, der durch Untersuchungen an diesem Pilze die Meinung Brefeld's widerlegte, dass die Bildung der Zygoten auf inneren Ursachen beruhe. Van Tieghem hob auch hervor, dass der Pilz keinen Generationswechsel besitzt, weil von der Keimung ab, sei es der Spore, sei es der Zygote allein äussere Umstände über die Art der

Fortpflanzung entscheiden. Meine Versuche bestätigen diese Auffassung van Tieghem's, sie widerlegen zugleich seine Anschauungen über die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Aussenwelt. Nach van Tieghem (76, S. 347) kommen hauptsächlich drei Bestandtheile der Aussenwelt in Betracht: 1. die Luft bezw. der Sauerstoff in ihr, 2. das Wasser, 3. die Gesammtheit der Nahrungssubstanzen. Wenn der Sauerstoff mangelt, so tritt Zygotenbildung ein; wenn das Wasser mangelt, so erfolgt sie ebenfalls, und schliesslich geschieht es auch dann, wenn nur ein wesentlicher Nährstoff fehlt. Sind dagegen Sauerstoff, Wasser, alle Nährstoffe reichlich vorhanden, so entwickeln sich allein die Sporangienträger.

Alle diese Behauptungen van Tieghem's haben sich als unrichtig erwiesen. Vielleicht haben weniger die Resultate der vereinzelten Versuche zu diesen falschen Anschauungen geführt, als die vorgefasste Meinung, dass der Geschlechtsprocess bei den Pflanzen überhaupt durch ungünstige, äussere Umstände veranlasst werde. Wohl ist es unzweifelhaft, dass solche ungünstigen, äusseren Einflüsse für das Auftreten der Geschlechtsorgane wirksam sein können. Die Organe von *Vaucheria*, *Oedogonium* treten nur dann auf, wenn ein Mangel an anorganischen Nährsalzen sich fühlbar macht. Ebenso erfolgt die Zygotenbildung von *Basidiobolus* nach Raciborski (96) nur dann, wenn das Mycelium an Nahrungsmangel zu leiden beginnt. Doch selbst für diese Fälle ist die Bezeichnung der ungünstigen Umstände als Bedingungen der Fortpflanzung unklar und wenig befriedigend, weil der Ausdruck zu viel und zu wenig sagt. Nicht jeder ungünstige Umstand ruft die geschlechtliche Thätigkeit wach; es müssen vielmehr gewisse Lebensbedingungen, z. B. Licht oder die vorhergehende Ernährung, Temperatur u. s. w., dazu besonders günstig sein. Ganz unzutreffend erscheint der Ausdruck für einen Pilz wie *Eurotium repens*, bei dem die Fruchtbildung nur unter der Mitwirkung sehr vortheilhafter Umstände zu Stande kommt, und das gleiche gilt für den Geschlechtsprocess von *Sporodinia*. Weder der Mangel an Sauerstoff, noch der an Wasser oder irgend einem wesentlichen Nährstoff kann, wie van Tieghem angenommen hat, zum Anlass für die Zygotenbildung werden. Im Gegentheil, diese wird durch solche ungünstigen Einflüsse vollständig unterdrückt; sie wird durch die Sporangienbildung ersetzt, die ganz allgemein allen äusseren Einflüssen gegenüber weniger anspruchsvoll und empfindlich ist.

Aus der ungeschlechtlich erzeugten Spore, wie aus der geschlechtlich erzeugten Zygote entsteht bei Vorhandensein von Nahrung in der Umgebung zuerst das schlauchförmige, reich verästelte Mycelium, das in dem Substrat sich nach allen Richtungen ausbreitet. Bei *Sporodinia*, wie in allen ähnlichen Fällen, steht das rein vegetativen Functionen dienende Mycelium in einem Gegensatz zu den reproductiven Organen, die aus ihm hervorgehen. Ohne Schwierigkeit lässt es sich herbeiführen, dass der Pilz sich nur in der Form des Myceliums entwickelt, wenn auch nicht geprüft worden ist, wie lange er ohne Störung seiner Lebenskraft rein vegetativ durch abgeschnittene Myceltheile vermehrt werden kann. Wie bei anderen Pilzen bildet sich steriles Mycelium innerhalb von Flüssigkeiten, man kann in Gefässen mit Pflaumensaft riesige Mycelmassen gewinnen, die beim Verbleiben in der gleichen Kultur schliesslich an Nahrungsmangel zu Grunde gehen, da das Mycelium nicht die Fähigkeit hat, sich durch Bildung von Gemmen zu erhalten. Sowie das Mycelium Gelegenheit bekommt, sich aus der Flüssigkeit oder einem mit Wasser durchtränkten, festen Substrat in die Luft zu erheben, beginnt unter normalen Verhältnissen sofort die Bildung der Fortpflanzungsorgane. Doch auch in der Luft lässt sich die reproductive Function völlig unterdrücken. Ganz allgemein bewirkt eine mit Wasserdampf gesättigte Luft eine lebhafte Entwickelung des Luftmyceliums, das dann allein zur Herrschaft gelangt, wenn durch andere Einflüsse die Fortpflanzung gehemmt wird. So kann man steriles Luftmycelium erhalten 1. auf stark sauren Substraten in feuchter Luft, besonders bei einer Temperatur von 23—25° C., 2. auf allen Substraten in feuchter Luft bei einer Temperatur von 28—30° C., 3. auf allen Substraten bei Zimmertemperatur in feuchter Luft, deren Druck auf 20—30 mm Quecksilber vermindert ist.

Wenn solche hemmende Einflüsse nicht vorhanden sind, so kann jede aus einem gut ernährten Mycelium in die Luft emporsteigende Hyphe entweder zu einem Sporangien- oder Zygotenträger umgebildet werden; wir wollen die specifischen Bedingungen für jede Fortpflanzungsart für sich allein betrachten und erst dann das Verhältniss beider beleuchten.

Die Bedingungen der Sporangienbildung. Das normaler Weise dem Bildungsprocess vorausgehende Mycelwachsthum gehört nicht zu den nothwendigen Bedingungen, da z. B. aus der nahrungsreichen Zygote sich unmittelbar ein Sporangienträger entwickelt,

sobald dafür gesorgt wird, dass von aussen keine Nahrung aufgenommen werden kann. Dagegen ist die Bildung der Sporangienträger nothwendig an eine Umgebung von Luft gebunden, und zwar findet bei reichlicher und günstiger Ernährung nur dann lebhafte Sporangienbildung statt, wenn die Luft nicht völlig mit Wasserdampf gesättigt ist. Eine relative Feuchtigkeit von ca. 70—80 % C. ist für den Bildungsprocess am günstigsten; bei geringerer Feuchtigkeit wird er verlangsamt, und bei ca. 40 % ist er gehemmt.

Nach meiner Ansicht ist die Transpiration, die bei den Hyphen in einer nicht feuchtgesättigten Luft unter allen Umständen eintreten muss, die nächste Veranlassung zu ihrer Umwandlung in Sporangienträger. So erklärt es sich, dass selbst bei Anwendung des feuchtesten Substrates jedes Mittel, welches die relative Luftfeuchtigkeit vermindert und damit die Transpiration befördert, die Sporangienbildung hervorruft. Eine Luft, die in einem abgeschlossenen Raume durch Chlorcalcium oder Schwefelsäure relativ trocken gemacht wird, lebhafte Luftbewegungen selbst in Räumen, die nahezu dampfgesättigte Luft enthalten, Steigerung der Temperatur, helles Licht wirken als solche unbedingt sichere Mittel; sehr erleichtert wird ihre Wirkung, wenn von vornherein ziemlich trockene Substrate zur Kultur benutzt werden. Das quantitative Verhältniss von Luftmycelium und Sporangienträgern richtet sich wesentlich nach dem Grade der Transpiration, so dass bei der höchsten, dem Pilz noch zuträglichen Lufttrockenheit alle Lufthyphen zu kurzen aber reich verzweigten Sporangienträgern werden, während in sehr feuchter Luft (bei Ausschluss der Zygotenbildung) mehrere Centimeter hohes, üppiges Luftmycelium ganz steril oder mit relativ wenigen Sporangien entstehen kann. Von der chemischen Zusammensetzung des Substrates ist die Bildung der Sporangien sehr unabhängig, da sie fast überall dort auftreten kann, wo ein Wachsthum des Myceliums möglich ist. Eine Ausnahme machen gewisse im Uebermaass schädlich wirkende Substanzen, wie z. B. freie organische Säuren oder schon in kleinen Mengen hemmend wirkende Stoffe, wie die Stoffwechselproducte mancher Bakterien. Je kräftiger das Wachsthum des Myceliums vorher gewesen ist, um so reichlicher erfolgt auch bei gleicher Luftfeuchtigkeit die Bildung der Sporangienträger. Besonders reichlich beobachtet man eine solche auf peptonreichen Substraten, wobei sich auch die Thatsache feststellen lässt, dass die Sporangienbildung selbst in feuchtgesättigter Luft eintreten kann. In einer solchen Luft entstehen die Sporangien-

träger erst dann, wenn das anfangs in seinem Wachsthum überaus geförderte Luftmycelium in Folge von Nahrungsmangel zu wachsen aufhört. Auch auf anderen Substraten, z. B. kohlehydratreichen, kann in gleicher Weise Sporangienbildung in constant feuchter Luft gegen Ende der Kultur beobachtet werden. Man könnte nun annehmen, dass *Sporodinia* durch lebhafte Athmung die Innentemperatur der Hyphen über die Temperatur der Umgebung zu erhöhen vermag und sich selbst daher die Wege schafft, Wasserdampf abzugeben. Eine solche Fähigkeit wird höchst wahrscheinlich Pilzen, wie *Eurotium repens*, *Penicillium glaucum* etc. zukommen und ihnen ermöglichen, in sehr feuchter Luft ihre Conidien zu bilden. Bei *Sporodinia* erklärt diese Annahme nicht die eben berührte Thatsache, dass die Sporangienbildung erst nach Abschwächung des Längenwachsthums in Folge Nahrungsmangels auftritt. Es kann nicht recht einleuchten, dass in einem solchen Augenblick, wo sicher der Athmungsprocess ebenfalls nachlässt, gerade eine besonders erhöhte Innentemperatur in den Hyphen herrschen sollte. Es ist daher wohl richtiger, anzuerkennen, dass nicht unter allen Umständen die Transpiration allein die Sporangienbildung hervorrufen muss, sondern dass auch Nahrungsmangel in ähnlicher, wenn auch lange nicht so wirksamer Weise zu dem gleichen Ziele führen kann. Bei anderen Pilzen begegnen wir denselben beiden Factoren als Mittel, die ungeschlechtliche Fortpflanzung herbeizuführen, nur dass je nach der Natur der Species der Grad ihrer Wirksamkeit verschiedenen Werth besitzt. Bei einem von mir genauer untersuchten Pilz, *Ascoidea rubescens* Brefeld, wird die Conidienbildung in erster Linie durch Nahrungsmangel veranlasst; sie ist nicht an eine Umgebung von Luft gebunden, sondern findet innerhalb von Flüssigkeit statt. Aber der Process kann auch auf nahrungsreichen Substraten eintreten, in dem Falle, dass die Hyphen in die Luft wachsen, wo die Transpiration sofort die Bildung der Conidien erregt. Die Transpiration kann also bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Ascoidea* die Rolle des im Allgemeinen wichtigeren Nahrungsmangels übernehmen, wie umgekehrt der letztere bei *Sporodinia* an die Stelle der für diesen Pilz viel bedeutungsvolleren Transpiration tritt. Nur wird man für *Sporodinia* daran festhalten müssen, dass auch bei Nahrungsmangel wenigstens ein gewisser Grad von Transspiration nothwendig ist, damit überhaupt Sporangien entstehen.

Die Abhängigkeit der Sporangienbildung von der Transpiration ist eine Thatsache, die uns erst gewisse Eigenschaften der Spor-

angienträger wie ihren Helio- und Hydrotropismus verstehen lehrt. Bei Mucorineen ist sowohl positiver Heliotropismus (Vines 78, Brefeld 81, S. 77) als auch negativer Hydrotropismus (Wortmann 81, Errera 92) beobachtet worden. Während die Bedeutung dieser Formen der Reizbarkeit für das Leben höherer Pflanzen einleuchtet, ist die gleiche Frage für die Pilze nicht beantwortet. Wohl hat Sachs (79, S. 218) mit Recht darauf hingewiesen, dass die aufrechte Stellung der Sporangienträger, ihre sogenannte Substratrichtung, durch ihren negativen Hydrotropismus bedingt sein könnte. Eine solche Substratrichtung kann aber bei dem gleichen Pilz, z. B. *Phycomyces nitens* auch durch den positiven Heliotropismus oder im Dunkeln, in dampfgesättigter Luft durch Contactreize herbeigeführt werden (vergl. Dietz 88). Jedenfalls muss man weiter fragen, warum überhaupt die Sporangienträger im Gegensatz zum vegetativen Mycelium senkrecht zum Substrat zu wachsen streben. Die Bedeutung dieses Strebens liegt nach meiner Ansicht darin, dass die Sporangienträger genöthigt werden, von dem feuchten Substrat in relativ trocknere Luftschichten aufzusteigen, in denen sie in Folge der Transpiration ihre Sporangien normal auszubilden vermögen. Hydro- und Heliotropismus sind nun die besonderen Formen der Reizbarkeit, die die Lufthyphen zu einer für diesen Zweck günstigen Stellung hinleiten, gleich, in welchem Winkel sie dabei zu dem Substrat stehen; die senkrechte Stellung ist nur ein Specialfall unter vielen anderen Möglichkeiten. Da es sich hier um Verhältnisse handelt, die für die vorliegende Untersuchung Bedeutung haben, so will ich die Besprechung einiger einfacher Versuche einschalten, die den Helio- und Hydrotropismus von *Sporodinia* beweisen.

Stellt man in einen dunkeln Raum bei constanter Temperatur (20° C.) eine Glasschale mit Pepton-Gelatine, auf der das Mycelium sich eben entwickelt hat, bedeckt sie an Stelle des Glasdeckels mit einer feuchten Pappscheibe, die in der Mitte ein Loch von 1 cm Durchmesser hat, so wachsen die Lufthyphen der Kulturfläche auf dem kürzesten Wege bis zum Loch, wo sie Sporangien ausbilden. In einem Becherglas mit einer jungen Pilzkultur, das mit einem Uhrgläschen lose bedeckt ist. wachsen die Lufthyphen nach allen Seiten bis zu dem Spalt zwischen Becherglas und Uhrglas, um hier zur Sporangienbildung zu gelangen. Bedeckt man eine junge Kultur in einer flachen Schale zur Hälfte mit einem nassen Filtrirpapier, so krümmen sich alle Lufthyphen unter dieser schief nach der

offenen Spalte. Selbst in einer Glasdose mit aufgeschliffenem Deckel, wo über der Pepton-Gelatine eine sehr feuchte Luft liegt, merken die Lufthyphen die langsame und schwache Abnahme der Feuchtigkeit gegen die Berührungsstelle hin zwischen Deckel und Gefässrand; die Lufthyphen drängen und klemmen sich in die minimale Spalte, die hier der trockenen Zimmerluft einen Eintritt gestattet und bilden darin eng zusammengepresst ihre Sporangien aus. Alle diese Beobachtungen lehren überzeugend, dass die Lufthyphen einen energischen negativen Hydrotropismus besitzen und weisen zugleich auf den wesentlichen Vortheil hin, den dieses Streben nach relativ trockener Luft für die Erzeugung der Sporangien mit sich bringt.

Noch viel leichter lässt sich der positive Heliotropismus der Lufthyphen nachweisen. In jeder einseitig und schwach beleuchteten Kultur beobachtet man die starke Krümmung der Pilzfäden nach der Lichtseite hin. Dieses Hinstreben nach dem Lichte findet auch in einem feuchtgesättigten Raume statt; merkwürdiger ist es aber, dass die Empfindlichkeit für Licht bei *Sporodinia* grössser ist als diejenige für Feuchtigkeitsunterschiede. Sehr deutlich beobachtet man dieses Verhalten bei dem folgenden Versuche. In die Mitte eines grossen, einseitig und schwach beleuchteten Glasgefässes bringt man eine Kultur des Pilzes auf Agar-Pflaumensaft, der sich in einer ganz flachen Schale (1 cm hoch, 6 cm breit) befindet. An die Schattenseite der Kultur stellt man ein Schälchen mit Chlorcalcium. Nach wenigen Tagen bemerkt man, dass auf dem hinteren, dem Chlorcalcium nahe liegenden Theile der Agarfläche Sporangienträger, auf dem vorderen dagegen Zygoten entstehen. Daraus folgt, dass über dem hinteren Theile die Luft relativ trocken, über dem vorderen feucht ist. Trotzdem krümmen sich die Sporangienträger nach der Lichtseite, d. h. nach den feuchteren Luftschichten hin und sogar in diese hinein. In anderen Versuchen nahm ich ein würfelförmiges Brotstück (mit Pflaumensaft) und legte es nach dem Erscheinen des Myceliums in eine grosse, einseitig beleuchtete Schale. Auf der Schattenseite der Kultur befand sich ein Schälchen mit Chlorcalcium, auf der Lichtseite ein solches mit Wasser. Ein beständiger Strom feuchter Luft musste von dem Wasser zu dem Chlorcalcium gehen; nichtsdestoweniger krümmten sich die Sporangienträger dem Lichte zu und damit nach den feuchteren Luftschichten hin. Die am Rande des Würfels stehenden Fruchtträger neigten sich in Folge dessen über das Wasser.

Eigentlich hätte man erwarten dürfen, dass der negative Hydrotropismus von *Sporodinia* stärker wäre als der positive Heliotropismus, weil die Empfindlichkeit für Feuchtigkeitsunterschiede dem Process der Sporangienbildung anscheinend förderlicher sein müsste, als die Reizbarkeit für ein so schwaches Licht, dass sein Einfluss auf die Transpiration nicht in Betracht kommen sollte. Man könnte nun daran denken, dass die grosse Empfindlichkeit für Licht noch andere völlig unbekannte Vortheile mit sich brächte — eine Annahme, die keinen Schritt weiterführt. Es wäre aber auch möglich, dass die bei schwachem Licht eintretende Reaction überhaupt keine Bedeutung habe, sondern nur eine nothwendige Folge der einmal durch die innere Structur der Hyphen gegebenen Empfindlichkeit wäre, deren Nutzen erst bei der Erreichung einer höheren Lichtintensität zum Vorschein kommt. Ganz ähnlichen Verhältnissen begegnen wir bei den grünen Pflanzen, deren positiver Heliotropismus die wesentlichste Bedeutung für den Ernährungsprocess hat. Der junge Stengel einer Keimpflanze krümmt sich aber bereits bei einem so schwachen Licht, dass irgend ein merkbarer Einfluss auf die Assimilation nicht vorhanden sein kann. Dabei überwindet er den negativen Geotropismus ebenso wie die sich heliotropisch krümmende Pilzhyphe den negativen Hydrotropismus überwindet.

Wenn auch der positive Heliotropismus von *Sporodinia* bei schwachem Licht stärker ist als der negative Hydrotropismus, so folgt daraus nicht, dass der letztere von geringerer Bedeutung ist als der erstere. Man muss vielmehr sagen, dass erst das Zusammenwirken der beiden Reizbarkeiten die Pilzhyphen befähigt, die für ihre Sporangienbildung günstigste Stellung anzunehmen. Hat man z. B. eine Kultur auf Brot in einem lose bedeckten Becherglas, so würde der Heliotropismus allein die Lufthyphen zwingen, in der Richtung des einfallenden intensiveren Lichtes zu wachsen, d. h. sehr bald an die Glaswand zu stossen, wo die normale Ausbildung der Sporangien behindert ist. Erst der negative Hydrotropismus treibt die Lufthyphen nach der Spalte zwischen Becherglas und Deckel, wo die relativ trockene Luft eindringt; der mitwirkende Heliotropismus leitet dann alle Lufthyphen nach demjenigen Punkte der Spalte, der von der stärksten Beleuchtung getroffen wird. Auch unter den natürlichen Verhältnissen, unter denen *Sporodinia* lebt, vereinigen sich die beiden Formen der Reizbarkeit, um die Lufthyphen von dem feuchten dunklen Substrat des Hutschwammes in

trocknere, hellere Luftschichten zu lenken, wo lebhafte Transpiration stattfinden kann.

Die Intensität des Lichtes wie der Lufttrockenheit darf indessen nicht eine gewisse Grenze überschreiten; denn über diese hinaus wirken beide Factoren auf die Sporangienbildung zuerst verzögernd, schliesslich hemmend ein. Die Versuche mit intensivem Licht sind nicht eingehend genug ausgeführt worden; sie beweisen nur, dass directes Sonnenlicht in kurzer Zeit den Pilz tödtet, wobei die hohe Temperatur wesentlich mitwirkt. Jedenfalls beobachtet man, dass in sehr hellem, diffusem Licht der positive Heliotropismus gering ist, und ich bemerkte auch in einigen Fällen eine negative Krümmung. Ich habe die Frage nicht weiter verfolgt, weil bereits Oltmanns (92 und 97) für eine andere Mucorinee, *Phycomyces*, den überzeugenden Nachweis geliefert hat, dass seine Sporangienträger bei schwachem Licht sich positiv, bei sehr intensivem Licht sich negativ heliotropisch krümmen, während bei einer gewissen mittleren Intensität überhaupt keine Krümmung eintritt. Da die schwärmenden Zellen von *Volvox*, ebenso die Fadenalgen, wie die höheren Pflanzen sich dem Licht gegenüber in gleicher Weise benehmen, hat Oltmanns (92, S. 262) die allgemein gültige Folgerung gezogen, dass es sich bei allen vom Licht veranlassten Bewegungen um das Aufsuchen einer optimalen Lichtintensität handelt, deren Grösse in erster Linie von der specifischen Natur des Organismus abhängt, wenn sie auch von äusseren Bedingungen beeinflusst wird. Bei dem Optimum der Lichtintensität findet keine Bewegung statt, beim Sinken unter das Optimum eine solche in positivem, beim Steigen darüber in negativem Sinne. Damit ist die ältere, von Sachs herrührende Anschauung, nach der die Richtung der auf die Pflanzen fallenden Lichtstrahlen für die heliotropische Stellung entscheidend ist, beseitigt. Die neue Auffassung erscheint auch deshalb so überzeugend, weil durch sie die engste Analogie zwischen Chemo-, Helio-, Hydro- und Thermotropismus aufgehellt wird (Oltmanns, l. c.). Gerade die Untersuchungen an *Sporodinia* zeigen, dass es sich bei dem Hydrotropismus um das Aufsuchen einer optimalen Feuchtigkeit handelt, bei der die für die Sporangienbildung gerade günstigste Transpiration erfolgen kann. Dieses Optimum liegt ungefähr bei 70—80 % relativer Luftfeuchtigkeit. Steigt diese über das Optimum hinaus, so nimmt die Sporangienbildung ab, auch wenn die Zygotenbildung verhindert ist; nimmt die Lufttrockenheit zu, so wird auch dann der Process ver-

zögert, der bei einer Luft unter 40% nicht mehr erfolgen kann. Auf die Bestimmung des Optimums kann ich kein Gewicht legen, aber die Thatsache, dass solch ein Optimum besteht, ist unzweifelhaft, und ich möchte noch einige Versuche erwähnen, die in möglichst einfacher, dabei klarer Weise die Sache entscheiden. Ich nahm flache Schalen mit Agar-Pepton (4%) und legte nach dem Erscheinen des ersten Luftmyceliums statt des Deckels eine Glasplatte so herauf, dass bald nur $^1/_3$, bald die Hälfte oder $^3/_4$ der Fläche damit bedeckt war. Die Versuche wurden in einem absolut dunkelen Raum bei einer relativ sehr constanten Temperatur von 18—20° C. ausgeführt; die relative Feuchtigkeit in dem Raum schwankte zwischen 50 und 55%. In manchen Versuchen wurde jede Kultur noch mit einer grossen Schale bedeckt, nachdem neben die unbedeckte Seite der Kultur ein Schälchen mit Chlorcalcium gestellt worden war. Die Feuchtigkeit des Raumes betrug dann 45—50%. Nach 24—48 Stunden bemerkte man, dass alle Hyphen der bedeckten Kulturfläche auffallend negativ hydrotropisch gekrümmt waren und sich fast in horizontaler Richtung gegen die freie Fläche, über der sich trockene Luft befand, bewegt hatten. Aber diese Krümmungsbewegung erstreckte sich nur bis zu einem bestimmten Punkt, der nahe der Grenze zwischen der bedeckten feuchten und der freien trockenen Kulturfläche lag. Hier krümmten sich die Lufthyphen etwas in die Höhe und bildeten Sporangien. Man sah dann einen ziemlich scharfen geraden Strich von Sporangienträgern, der genau dem geraden Rande der bedeckenden Glasplatte entsprach. Je nachdem diese mehr oder weniger die Agarfläche bedeckte, konnte ich diesen Strich an jeder Stelle der Kultur veranlassen. Nahm ich eine runde Glasplatte, so entstand auch ein bogenförmiger Sporangienstrich, und legte ich zwei Glasplatten herauf, so dass sich zwischen ihnen die freie Fläche befand, so entstanden zwei parallele Striche entsprechend jedem Rande zwischen den Glasplatten und der freien Fläche. Die Resultate der Versuche erklären sich daraus, dass sich unter der deckenden Glasplatte eine sehr feuchte Luft halten kann, während eine relativ trockene Luft über der freien Kulturfläche lagert. Zwischen diesen beiden Zonen muss sich eine Uebergangszone bilden, in der alle Stadien von 50—100% relativer Luftfeuchtigkeit vorhanden sind. Die Lufthyphen werden durch ihren negativen Hydrotropismus aus der feuchtgesättigten Luft nach den trockenen Luftschichten getrieben; sie kommen dabei in die Uebergangszone und hören dann alle gleichzeitig mit ihrer Bewegung in jener Schicht

auf, deren Feuchtigkeitsgehalt gerade den für die Sporangienbildung günstigsten Werth besitzt. Der Sporangienstrich zeigt unmittelbar die Lage des Optimums an, das sich sofort verschiebt, sobald man das Verhältniss des Feuchtigkeitsgehaltes von der bedeckten und freien Fläche verändert. Die auf der unbedeckten Kulturfläche entstehenden Lufthyphen sollten sich nun positiv hydrotropisch krümmen, und in der That tritt diese Bewegung ein, wenn sie sich auch in anderer Form als bei der negativen Krümmung zeigt. Da die Sporangienträger wegen der starken Transpiration sehr kurz sind, so krümmen sie sich der Feuchtigkeit zu, die von dem Substrate selbst ausgeht, d. h. sie legen sich diesem mehr oder weniger dicht an.

Die dritte Form der Reizbarkeit, welche die Hyphen in eine für die Transpiration und damit die Sporangienbildung günstige Stellung lenken könnte, ist der Thermotropismus. Wortmann (83) hat zum ersten Male diese Reizerscheinung bei verschiedenen Pflanzen nachgewiesen; er hat bei *Phycomyces* eine negativ thermotropische Krümmung beobachtet. Denn als er um die horizontale Axe eines Klinostaten rotirende Brotwürfel mit jungen Sporangienträgern der einseitigen Strahlung eines erwärmten Eisenbleches aussetzte, krümmten sich die Träger von der Wärmequelle ab (l. c., 83, S. 463). Leider giebt der Versuch, so interessant er an und für sich ist, kein klares Resultat, weil dabei der Hydrotropismus nicht ausgeschlossen war; es wäre möglich, dass die Krümmung eine positiv hydrotropische gewesen wäre. Denn da der Versuchsraum nicht besonders feucht gehalten war, der Brotwürfel dazu beständig bewegt wurde und an der erwärmten Seite der Träger eine Temperatur von 25—27° C. herrschte, so konnte hier die Lufttrockenheit zu gross geworden sein und die Hyphen veranlasst haben, sich nach der relativ feuchteren, weil kälteren Seite zu krümmen. Für die so empfindlichen Sporangienträger der Mucorineen bedarf es jedenfalls noch einer besonderen Untersuchung, um den Thermotropismus rein für sich nachzuweisen. Unter allen Umständen muss eine ungleiche Temperatur auf beiden Seiten der Lufthyphe durch ihren Einfluss auf die Luftfeuchtigkeit Krümmungen veranlassen, die die Hyphe zu einer Luft mit optimaler Feuchtigkeit hinführen.

Wenn nun die Umwandlung der anfangs indifferenten Lufthyphen von *Sporodinia* in einen Sporangienträger bloss durch Transspiration geschehen kann, so ist die nächste Frage, wie man sich diese Wirkung vorzustellen hat. Bei dem heutigen Stande unseres Wissens lässt sich aber die Frage nicht beantworten; man kann nur ver-

suchen sie schärfer zu stellen. Bei jeder Transpiration können wir die beiden Processe unterscheiden; die eigentliche Abgabe von Wasserdampf durch die Zellen nach Aussen und die Zuführung von flüssigem Wasser zu diesen Zellen aus den benachbarten Theilen des Organismus, schliesslich aus dem Substrate durch die Wurzeln oder bei *Sporodinia* durch das Mycelium. Es ist sehr bemerkenswerth, dass je nach der Pilzspecies die beiden Processe für die Bildung der Sporen eine ganz verschiedene Bedeutung haben. Denn bei *Eurotium* (Klebs, 96, S. 471) kommt es wesentlich auf den Grad der Wasseraufnahme durch das Mycelium an; je leichter dieses das Wasser aufsaugen und zu den Lufthyphen befördern kann, um so mehr ist die Bildung der Conidien beschränkt. Für diese ist es geradezu nothwendig, dass die Wasserzufuhr bis zu einem gewissen Grade beschränkt ist, während der Feuchtigkeitsgehalt der Luft, nach dem die Wasserdampfabgabe sich regulirt, in weiten Grenzen schwanken kann. Bei *Sporodinia* ist umgekehrt die Wasseraufnahme aus dem Substrate weniger wichtig, da dessen Wassergehalt relativ gering oder sehr gross sein kann. Entscheidend ist wesentlich der Feuchtigkeitsgehalt der Luft und damit die Wasserdampfabgabe von Seiten der Lufthyphen.

Die erste Wirkung der Wasserverdunstung macht sich an dem Längenwachsthum der Hyphen bemerkbar. In einer Luft von 90—95 % Feuchtigkeit können diese bei kräftiger Ernährung eine Höhe von 3 cm erreichen, bis sie Sporangien bilden; in einer Luft von 50—55 % nur die von 3 mm. Unzweifelhaft befördert die Transpiration den Bildungsprocess dadurch, dass sie das Längenwachsthum beschränkt, in Folge dessen auch die Nahrungssubstanz viel reichlicher für die Sporangienbildung verwendet werden kann. Es wäre aber irrig anzunehmen, dass darin allein der ganze Einfluss der Transpiration bestände. Transpiration und Wachsthumshemmung verhalten sich zu einander ungefähr proportional; die Sporangienbildung nimmt aber nur zwischen dem Maximum und Optimum der Luftfeuchtigkeit durch Transpiration und Wachsthumshemmung zu, während sie bei noch weiterer Steigerung der Transpiration abnimmt. Auch nicht jede Wachsthumshemmung veranlasst Sporangienbildung, sondern nur eine solche, bei der eine Transpiration ausserdem noch stattfinden kann. Wir haben kennen gelernt, dass Nahrungsmangel in feuchter Luft den Process bedingen kann. Doch wird dabei eine gewisse Transpiration mithelfen müssen, da Nahrungsmangel innerhalb einer Flüssigkeit keine Wirkung hat.

Man wird sagen müssen, dass die Transpiration in zweierlei Beziehungen als Reiz für die Sporangienbildung wirkt, einmal als ein solcher, der das Längenwachsthum so beschränkt, dass die Hyphen zur dichotomen Verzweigung übergehen. Zweitens muss die Wasserdampfabgabe noch andere, vorläufig unbekannte Processe auslösen, die speciell die Umwandlung der durch Dichotomie entstehenden Zweige in die eigentlichen Sporangienträger veranlassen.

Ob das Leben in der Luft, verglichen mit dem im Wasser noch andere Wirkungen auf die Fortpflanzung der Pilzhyphen ausübt als solche der Transpiration, ist eine Frage, die ich am Schluss noch kurz berühren werde. Nur die früher verbreitete Ansicht, dass ein wesentlicher Unterschied im Sauerstoffgehalt das Leben in der Luft für einen Organismus anders gestaltet als das in einer Flüssigkeit, halte ich, soweit es wenigstens die Pilze angeht, für unrichtig. Wenn Sporangienträger sich noch auszubilden vermögen in einer Luft mit einem Druck von 15 mm Quecksilber, d. h. mit einem Gehalt von 0,4 % Sauerstoff, dies andererseits unmöglich ist in der obersten Schicht einer Flüssigkeit, auf der der normale Luftdruck herrscht, in der überdies die aufgelöste Luft sauerstoffreicher ist (ca. 34—35 %), so folgt ohne Weiteres daraus, dass der Sauerstoff keine specifische Rolle bei dem ganzen Process spielt, und nur als allgemeine Lebensbedingung eingreift, die in weiten Grenzen schwanken kann, ohne einen besonderen Einfluss auszuüben.

Die Bedingungen der Zygotenbildung. Der Geschlechtsprocess setzt eine gewisse Entwickelung des vegetativen Myceliums voraus; wenigstens gelang es bisher nicht, aus der keimenden Zygote sofort die Bildung neuer Zygotenträger zu beobachten, wenn dies auch durchaus möglich wäre. Gleich ob das Mycelium aus einer Spore oder aus einer Zygote herstammt — der Geschlechtsprocess findet nur in feuchter Luft und bei Vorhandensein bestimmter Nahrungsstoffe statt. Die absolute Menge von Nahrung braucht nur gering zu sein; denn selbst 0,025 ccm Pflaumensaft vom spec. Gewicht 1,092 (mit 0,025 Agar-Agar vermischt) genügen zur Bildung einer Anzahl (19) Zygoten. Dagegen ist die Qualität der Nahrungssubstanz und der Grad ihrer Concentration von ausschlaggebender Bedeutung. Die Mehrzahl der stickstoffreichen organischen Stoffe wie Eiweiss, Pepton, Asparagin, Leucin, Tyrosin, weinsaures Ammoniak, Harnstoff etc. sind für sich allein oder mit Gelatine oder mit Agar-Agar vermischt unter keinen Umständen geeignet für den Geschlechtsprocess, obwohl Substanzen wie z. B. Pepton ein

sehr kräftiges Wachsthum des Myceliums gestatten. Dagegen sind in erster Linie Kohlehydrate und die ihnen nahe stehenden, mehrwerthigen Alkohole als Erreger der Zygotenbildung zu bezeichnen so: Trauben-, Frucht-, Rohrzucker, Galactose, Maltose, Dulcit, Mannit, Glycerin, während dann andere Vertreter der gleichen Gruppen, zum Theil den eben genannten isomere Verbindungen unwirksam sind, wie Milchzucker, Raffinose, Sorbit, Sorbinose, Isodulcit. Unter den Gliedern der Cellulose- und Stärkegruppe ist einzig das Dextrin im Stande den Geschlechtsprocess zu veranlassen, während Inulin, Stärke, Lichenin, Glycogen ungeeignet sind. Die betreffenden unwirksamen Stoffe geben auch keine positiven Resultate, wenn sie mit Stickstoffverbindungen z. B. Pepton reichlich vermischt werden. Bei Gegenwart der günstig wirkenden Kohlehydrate tragen die zugesetzten Stickstoffverbindungen weniger dazu bei, den Eintritt der Zygotenbildung zu entscheiden, als vielmehr diese, im Falle sie erfolgt, zu besonderer Lebhaftigkeit zu steigern, weil das Mycelium von ihnen gut ernährt wird.

Die günstig wirkenden Kohlehydrate können ihrer Concentration nach in weiten Grenzen schwanken, so dass z. B. Traubenzucker sowohl in einer Lösung von 1 % als auch in einer solchen von 50 % mit Gelatine vermischt für den Geschlechtsprocess geeignet ist. Schliesslich giebt es eine obere Concentrationsgrenze wie in zahlreichen ähnlichen Fällen. Merkwürdig ist es, dass auch eine untere Concentrationsgrenze so deutlich ausgesprochen ist, die je nach der chemischen Natur der Substanz verschiedene Werthe erreicht. Für Traubenzucker und Dulcit liegt die Grenze zwischen 0,5 und 1 %, für Lävulose und Mannit zwischen 1 und 2 %, für Rohrzucker und Maltose zwischen 3 und 4 %, für Galactose und Glycerin zwischen 4 und 5 % und für Dextrin erst zwischen 8 und 10 %. Traubenzucker und Dulcit sind unstreitig diejenigen Verbindungen, welche bei relativ geringer Umwandlung zum Aufbau der organischen Pilzsubstanz oder zur Gewinnung von Betriebskraft benutzt werden können, so dass das lebende Plasma mit ihrer Hilfe bei geringstem Materialaufwand möglichst grosse Leistungen zu vollführen vermag. Die Reihenfolge, in der sich die Substanzen nach dem Werth der unteren Concentrationsgrenze ordnen, giebt zugleich unmittelbaren Aufschluss über die Abnahme der Werthigkeit, die diese Substanzen für den Geschlechtsprocess von *Sporodinia* besitzen; je höher die Grenze, desto schwieriger die Ausnutzung durch den Pilz.

Neben den Kohlehydraten und mehrwerthigen Alkoholen ist noch eine zweite Gruppe organischer, im Pflanzenreich verbreiteter Stoffe specifisch günstig für die Zygotenbildung — nämlich die der sauren Salze von Säuren, besonders der Aepfel- und Weinsäure. Verbindungen, wie saures weinsaures Kali, saurer äpfelsaurer Kalk beschleunigen den ganzen Bildungsprocess, bewirken auch, dass bei ihrer Gegenwart die Concentrationsgrenze z. B. beim Rohrzucker herabgezetzt werden kann. Die Verbindung der Aepfelsäure mit Ammoniak in der Form des sauren äpfelsauren Ammons steigert die günstige Wirkung bis zu einem solchen Grade, dass das genannte Salz in einer 1 proc. Lösung mit Gelatine vermischt Zygotenbildung hervorruft. Mischungen von Zucker, Weinstein und Pepton oder Ammoniakverbindungen liefern Substrate, die in ihrer Wirkung auf den Geschlechtsprocess den besten natürlichen Substraten gleichkommen.

Wenn das Substrat seiner chemischen Zusammensetzung nach für die Zygotenbildung geeignet ist, so tritt diese innerhalb der Temperaturen von 6—26° C. unbedingt ein, so bald die Luft mit Feuchtigkeit gesättigt ist. Für günstige Substrate genügt es, sie in einen einigermassen abgeschlossenen kleinen Raum zu bringen, der durch die Verdunstung des Substrates besonders in dessen Nähe feucht gehalten wird. Je weniger günstig dagegen die chemische Zusammensetzung des Substrats ist, um so mehr muss dafür Sorge getragen werden, dass dieses von einer constant feuchtgesättigten Atmosphäre umgeben ist.

Das Verhältniss von Sporangien und Zygotenbildung. Die Verschiedenheit der Bedingungen für die beiden Arten der Fortpflanzung erlaubt mit grösster Sicherheit jede für sich allein oder in beliebiger Aufeinanderfolge zur Erscheinung zu bringen, so lange nur genügende Nahrungsmenge zur Verfügung steht. Bei allen günstig zusammengesetzten Substraten entscheidet innerhalb der Temperaturen von 6—26° C. allein der Feuchtigkeitsgehalt der Luft, ob Sporangien- oder Zygotenbildung eintritt. Alle anderen Factoren wie der Wassergehalt des Substrates, die Steigerung oder Herabsetzung der Temperatur, Dunkelheit oder helles diffuses Licht, stehende Luft oder starke Luftbewegungen wirken nur insofern bei der Entscheidung mit, als sie den Feuchtigkeitsgehalt der Luft oder direct die Transpiration der Lufthyphen beeinflussen. In einem feuchtgesättigten Raum herrscht allein die Zygotenbildung, so lange noch die Nahrung ausreicht; in einem Raum mit 50—55% relativer

Feuchtigkeit entstehen nur Sporangienträger. Man kann stets bei den betreffenden Kulturen die entgegengesetzte Fortpflanzungsweise erregen, sowie man für die ihr entsprechende Feuchtigkeit der Luft sorgt. Bei einer Feuchtigkeit von 75—85 % und nicht lebhaft bewegter Luft wird sich zuerst in der Nähe des feuchten Substrates eine feuchte, stagnirende Luftschicht bilden, die die Zygotenbildung bedingt; allmählich treten Lufthyphen in die nicht ganz gesättigten Luftschichten und werden dann durch ihren negativen Hydrotropismus in die noch trockneren Schichten geführt, wo sie zu Sporangienträgern werden. Solchen Verhältnissen der Umgebung und damit der besprochenen Aufeinanderfolge der beiden Fortpflanzungsarten begegnet man nicht selten in der freien Natur bei dem Wachsthum des Pilzes auf modernden Hutschwämmen. Nimmt die Feuchtigkeit des Luftraumes zu, bewegt sie sich zwischen 85 und 95 %, so steigt damit die Wahrscheinlichkeit, dass die Zygotenbildung in der Nähe des Substrates lebhaft erfolgt und überhaupt in der Kultur überwiegt. Aber es werden dann Temperatur-Erhöhungen, zeitweilige Beleuchtung, vor allem Luftbewegungen leicht Sporangienbildung veranlassen und diese sogar überwiegen lassen.

Die Verhältnisse verändern sich, wenn das Substrat nahrungsärmer ist, oder durch die Entwickelung des Pilzes in seiner chemischen Zusammensetzung verändert wird. Wir wissen, dass die Zygotenbildung gebunden ist an ein gewisses Minimum von Nahrung überhaupt, vor Allem an das Vorhandensein bestimmter Nahrungsstoffe und an eine gewisse Concentration von diesen, während die Sporangienbildung auf sehr nahrungsarmen Substraten z. B. reiner Gelatine etc. oder sehr verdünnten Nährlösungen noch möglich ist. Man hat es daher in der Hand, durch Veränderung der chemischen Zusammensetzung über das Auftreten von Sporangien oder Zygoten zu entscheiden. Nährsubstrate ohne die richtigen Kohlehydrate liefern unter allen Umständen, auch in feuchter Luft, nur Sporangien, sehr zuckerreiche dagegen begünstigen in hohem Maasse die Zygotenbildung. Nimmt man einen Nährboden mit einem Zuckergehalt, der sich der unteren Concentrationsgrenze nähert, oder einen solchen mit anderen weniger günstigen Kohlehydraten wie z. B. Dextrin, Galactose etc., so sind selbst in einer feuchten Luft beide Fortpflanzungsarten möglich, und es entscheiden dann die anderen äusseren Factoren darüber, welche Fortpflanzung zur Herrschaft kommt. Bei solchen Substraten bleibt in der Regel die zuerst auftretende Fortpflanzungsweise auch die einzige; tritt zuerst

Sporangienbildung auf, so kommt es nie mehr zur Zygotenbildung. Immer gilt bei allen solchen Versuchen der vorhin angegebene Satz, dass, je weniger günstig das Substrat für die Zygotenbildung ist, um so mehr für eine constant feuchte Luft gesorgt werden muss. Temperatur-Schwankungen, die für kürzere oder längere Zeit die Sättigung der Luft mit Feuchtigkeit verhindern, helles Licht, das die Transpiration der Hyphen steigert, Sauerstoffmangel in kleinen abgeschlossenen Kulturräumen, Verschlechterung der Nahrungssubstanz durch zufällig beigemischte Bakterien — alle solche und ähnliche kleine Aenderungen der Aussenwelt können für sich allein oder in Verbindung mit einander die Zygotenbildung unterdrücken und der Sporangienbildung zum Siege verhelfen. Wendet man Substrate von Rohrzucker (5 %) und Pepton (2 %) an, so gerathen die aus dem Mycelium sich erhebenden Lufthyphen in einen so labilen Zustand, dass die kleinsten, nicht messbaren Aenderungen der Aussenwelt den Ausschlag geben, dass selbst unmerkliche Unterschiede des Aussaatmateriales im Kampfe der beiden Fortpflanzungsarten massgebend sein können. Denn wenn die Sporen auf Substraten wie den Hutschwämmen entstanden sind, vermögen sie dem Mycelium eine Neigung für die Zygotenbildung, wenn sie aus Kulturen auf Brot herstammen, eine solche für die Sporangienbildung zu geben.

Neben der wesentlichen Rolle, welche der Feuchtigkeitsgehalt der Luft und die chemische Zusammensetzung des Substrates bei der Entscheidung über die Art der Fortpflanzung spielen, treten dabei andere für das Leben des Pilzes nothwendige Bedingungen in ihrer Bedeutung zurück. Dabei gilt im Allgemeinen die Regel, dass, wenn der Wirkungsgrad einer solchen Bedingung sich dem für das Leben überhaupt gesetzten Grenzwerth nähert, die Zygotenbildung immer etwas früher als die Sporangienbildung unterdrückt wird. So wirkt eine Temperatur von 28° C. unter allen Umständen, auch in feuchter Luft, hemmend auf den Geschlechtsprocess ein, während dabei die Sporangienbildung, sofern für Transpiration gesorgt wird, stattfinden kann. Wahrscheinlich verhält es sich ebenso mit einer Temperatur von 3—4° C. und mit einem starken Sonnenlicht bei mässiger Temperatur. Ganz sicher ist es, dass der Process der Zygotenbildung einen höheren Partiärdruck des Sauerstoffs verlangt als der der Sporangienbildung. Denn diese kann noch bei einem Luftdruck von 15 mm Quecksilber normal verlaufen, während die Bildung der Zygotenträger schon bei 20 mm bei sonst günstigen

Bedingungen unmöglich ist; die geschlechtliche Vereinigung selbst wird sogar noch durch einen höheren Luftdruck von 40—60 mm verhindert.

Trotz der auffallenden Unterschiede im Verhalten der Sporangien- und Zygotenträger darf man doch nicht zu weit gehen und eine principielle Verschiedenheit der Fortpflanzungsorgane behaupten. Beide sind in morphologischer Beziehung homologe Organe, die aus den gleich beschaffenen Lufthyphen entstehen und in ihren Anfangsstadien als dichotom verzweigte Träger sehr gleichartig erscheinen. Aber auch in ihren physiologischen Eigenschaften drückt sich eine gewisse Gleichartigkeit aus. Ein geringes Gewicht kann man darauf legen, dass die Zygotenträger bei schwachem, einseitig auffallendem Licht positiv heliotropisch sind, weil diese Krümmung wohl wesentlich von der jungen, anfangs indifferenten Lufthyphe ausgeführt wird. Sehr wichtig ist dagegen die Uebereinstimmung beider Organe, die darin liegt, dass beide nur in der Luft, nicht innerhalb einer Flüssigkeit entstehen und zur Reife kommen können. Für beide Organe halte ich an der Ansicht fest, dass die Transspiration als ein Reiz, der die formbildenden Processe auslöst, wirksam ist. Sie unterscheiden sich in ihrer Abhängigkeit von dem Grade der Transpiration. Nicht der absolute Mangel oder die denkbar höchste Intensität entscheidet, sondern ein Mehr oder Minder der Transpiration. Man kann sich auch so ausdrücken: das Optimum der Transpiration für den Bildungsprocess hat für jedes der beiden Fortpflanzungsorgane eine verschiedene Lage. Für die Zygotenbildung ist am günstigsten eine feuchtgesättigte Luft, in der nur derjenige Grad der Wasserdampfabgabe möglich ist, welcher durch die Erhöhung der Temperatur in der Hyphe über die Temperatur der Umgebung bedingt ist; dieser Grad stellt das Optimum dar. Sowie die Luft nicht mehr feuchtgesättigt ist, wird die Transpiration zu stark, erhebt sich die Gefahr, dass statt der Zygoten die Sporangien auftreten; die Zygoten können sich noch dicht über dem Substrat ausbilden, während die höheren Lufthyphen Sporangien erzeugen. Bei noch mehr sinkender Luftfeuchtigkeit überwiegt die ungeschlechtliche Fortpflanzung und wird schliesslich allein herrschend. Das Optimum der Transpiration für sie liegt etwa zwischen 70—80 % relativer Feuchtigkeit. An der Thatsache, dass die Hyphen von *Sporodinia* durch den lebhaften Athmungsprocess sich eine erhöhte Innentemperatur schaffen, ist nicht zu zweifeln. Nur ein Bedenken könnte man aus früher dargelegten Beobachtungen entnehmen.

Allem Anschein nach sollte eine sehr günstige Ernährung auch eine lebhafte Athmung und damit eine starke Temperatur-Erhöhung bedingen, und es sollte daher leicht vorkommen, dass die Transpiration auch in feuchter Luft so stark würde, dass Sporangien statt Zygoten erschienen. Andererseits sollte eine Verschlechterung der Nahrung eine geringere Temperatur-Erhöhung bewirken, und es wäre denkbar, dass eine Zygotenbildung wegen der geringeren Transspiration auch bei etwas weniger feuchter Luft stattfinden könnte. Nun muss aber gerade umgekehrt die Luft ganz constant feucht gesättigt sein, wenn Zygoten bei wenig günstiger Ernährung entstehen sollen. Dieser Widerspruch ist jedoch nur ein scheinbarer und verschwindet, sobald man im Auge behält, dass nicht bloss die Transpiration, sondern ebenso auch die Art der Ernährung für den Geschlechtsprocess wesentlich ist. Bei einem peptonreichen und kohlehydratarmen Substrat, in dem das Mycelium sehr üppig wächst, ist gewiss die Athmung, die Transpiration nicht geringer als bei einem kohlehydratreichen und peptonarmen Substrat. Trotzdem findet Zygotenbildung nur im letzteren, dagegen nie im ersteren Falle statt. Nehmen wir nun ein Substrat, das zwar noch Zygotenbildung gestattet, aber doch wenig günstig für sie ist, so erhöht sich dadurch allein die Neigung der Lufthyphen, zur Sporangienbildung umzuschlagen. Man muss jetzt die grösste Sorge dafür tragen, dass die Transpiration nicht den für die Zygotenbildung nöthigen Grad übersteigt, d. h. man muss für eine constant feuchte Luft gerade bei solchen weniger günstigen Substraten sorgen — sonst siegt die Sporangienbildung.

Wenn ich der Transpiration eine so grosse Bedeutung für die in der Luft stattfindenden Bildungsprocesse beilege, so möchte ich doch nicht in den Fehler einseitiger Uebertreibung verfallen. Das Bewusstsein von unserer geringfügigen Kenntniss des Zellenlebens mahnt sehr zur Vorsicht. Man darf und muss die Möglichkeit ins Auge fassen, dass, abgesehen von der Transpiration, das Luftleben im Gegensatz zu dem Leben in einer Flüssigkeit noch Einwirkungen besonderer Art auf so empfindliche Organismen, wie es die Pilze sind, ausübe. Man kann wenigstens fragen, ob die heute herrschende Hypothese über die Molekularstructur der Materie irgend welche Andeutungen über den Unterschied des Lebens in Luft oder in Flüssigkeit gäbe, ob die Reibung der Flüssigkeitsmoleküle an den Wandungen der Zelle anders wirkte als das stossartige heftige Aufprallen der bewegten Gasmoleküle. Da aber solche

Molekularwirkungen überhaupt noch nicht näher bekannt sind, so ist es nicht möglich, die Frage für einen bestimmten Fall auch nur versuchsweise zu beantworten. Eher liesse sich vielleicht der Gedanke experimentell prüfen, ob nicht die Stoffbewegung bei den in der Luft befindlichen Theilen eine andere sei als bei den von Flüssigkeit umgebenen und ob nicht dieser Unterschied für die Formbildung bedeutungsvoll sei. Stellt man sich eine Pilzhyphe in einer wässerigen Nährlösung vor, so muss man zugeben, dass an allen Punkten der gesammten Oberfläche ein beständiger osmotischer Austausch zwischen dem Zellinnern und der Aussenwelt stattfindet. Wächst eine solche Hyphe in die Luft, so beschränkt sich auf einmal dieser Austausch auf einen verhältnissmässig sehr kleinen Querschnitt, wobei es von secundärer Bedeutung ist, ob die Hyphe schlauchartig oder septirt ist. Es lässt sich nicht theoretisch beurtheilen, welche Grösse und welchen Einfluss diese Veränderung, die beim Uebergange aus Wasser in Luft eintreten muss, für das Leben, vor allem für die Fortpflanzung erreichen kann. Hier müssen neue, besonders darauf gerichtete Untersuchungen angestellt werden. Das Problem selbst ist ganz allgemeiner Natur, da auch die höheren Pflanzen, die überhaupt im Wasser leben können, tiefgreifende Formveränderungen erfahren, wenn sie sich in die Luft erheben und da viele Wasserpflanzen ihre Fortpflanzungsorgane nur in der Luft auszubilden vermögen. Auch für diese Pflanzen erhebt sich die Frage, die bisher nicht gelöst worden ist, ob neben der Transspiration, der zweifellos eine wesentliche Rolle zufällt, noch andere Einwirkungen des Luftlebens für die Formbildung von Einfluss sind.

Literatur-Verzeichniss.

95 **Bachmann, J.** Einfluss der äusseren Bedingungen auf die Sporenbildung etc. Botan. Zeitung 1895.

64 **Bary, A. de.** *Syzygites megalocarpus.* Beiträge z. Morph. und Phys. der Pilze I, 1864.

84 **Bonnier, G. et Mangin, L.** Recherches sur la respiration et la transpiration des Champignons. Ann. d. Sc. nat., Sér. VI, T. 17, 1884.

75 **Brefeld, O.** Ueber copulirende Pilze. Sitzungsber. d. naturforsch. Freunde Berlin 1875, Sep.-Ab.

81 — —. Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, Heft IV, 1881.

88 **Dietz, S.** Beiträge zur Kenntniss der Substratrichtung. Tübinger Unters. II, 1888.

92 **Errera, Léo.** On the cause of physiological action at a distance. Ann. of Botany, VI, 1892.

94 **Fischer, E. und Thierfelder, H.** Verhalten der verschiedenen Zucker gegen reine Hefen. Chemische Berichte 1894, Bd. 27, II.

94 **Fischer, E.** Synthesen in der Zuckergruppe II. Chemische Berichte 1894, Bd. 27, II.

88 **Klebs, G.** Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Tübinger Unters. II, 1887.

96 — —. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

95 **Léger, M.** Recherches sur la structure des Mucorinées. Poitiers 1895.

92 **Oltmanns, Fr.** Ueber photometrische Bewegungen. Flora 1892.

97 — —. Ueber positiven und negativen Heliotropismus. Flora 1897.

95 **Overton, E.** Ueber die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Thierzelle. Naturf.-Gesellsch., Zürich, Bd. 40, 1895.

96 — —. Ueber die osmotischen Eigenschaften der Zelle in ihrer Bedeutung für die Toxicologie. Ebenda, Bd. 41, 1896.

95 **Pfeffer, W.** Ueber Election organischer Stoffe. Pringsheim's Jahrb., Bd. XXVIII, 1895.

97 — —. Pflanzenphysiologie, Bd. I Stoffwechsel, 2. Aufl., Leipzig 1897.

96 **Raciborski.** Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Wachsthumsweise von *Basidiobolus.* Flora 1896.

79 **Sachs, J.** Ueber Ausschliessung geotropischer und heliotropischer Krümmungen. Würzburger Arbeiten, Bd. II, 1879.

75 **Tieghem, Th. van.** Nouvelles recherches sur les Mucorinées. Ann. d. Sc. nat., Sér. VI, T. 1, 1875.

76 — —. Troisième mémoire sur les Mucorinées. Ebenda, Sér. VI, T. 4, 1876.

78 **Vines, S.** The Influence of Light upon the Growth of unicellular Organs. Würzburger Arbeiten, Bd. II, 1878.

86 **Warburg, O.** Ueber die Bedeutung der organischen Säuren für den Lebensprocess. Tübinger Unters. II, 1886.

93 **Wehmer, C.** Beiträge zur Kenntniss einheimischer Pilze I. Leipzig 1893.

81 **Wortmann, J.** Ein Beitrag zur Biologie der Mucorineen. Botan. Zeitung 1881.

83 — —. Ueber den Einfluss der strahlenden Wärme auf wachsende Pflanzentheile. Botan. Zeitung 1883.

Die Beeinflussung des Wachsthums der Wurzeln durch das umgebende Medium.

Von

Johann Wacker.

A. Einleitung.

Bekanntlich wird das Wachsthum der Wurzel und des Wurzelsystems in auffälliger Weise durch das umgebende Medium beeinflusst. In einem schweren Thonboden bilden sich die Pflanzenwurzeln anders aus, wie in einem leichten Sandboden. Ebenso sind die in einem nassen Boden gewachsenen Wurzeln von anderer Beschaffenheit, wie diejenigen, welche in einem trockenen zur Entwickelung gelangten. Man braucht in dieser Beziehung nur an die amphibischen Pflanzen zu erinnern, welche, je nachdem sie auf dem Trockenlande oder im Wasser gewachsen sind, so grosse Veränderungen in Wurzel- und Sprosssystem aufweisen, dass sie sich als ganz andere Pflanzen zu erkennen geben. Kurz, man kann sagen, dass geradezu alle Veränderungen in dem umgebenden Medium ein verschiedenartiges Wachsthum der Pflanzen und speciell auch eine differente Ausbildung der Wurzeln verursachen, dass auch manche Pflanzen und Wurzeln noch in Verhältnissen fortkommen, in denen andere nicht zu gedeihen vermögen.

Ueber diese Fragen liegen wohl viele Einzelbeobachtungen, aber keine zusammenfassenden Darstellungen vor. Betreffs der Causalverhältnisse dieser Erscheinungen begnügte man sich vielfach mit der Aufstellung von blossen Muthmassungen und wenn man je die eigentliche Ursache durch Anstellung exacter Versuche näher zu erforschen suchte, war man oft in dem Glauben befangen, die verschiedenartige Ausbildung der einzelnen Pflanzenorgane sei, ungeachtet aller übrigen Momente, nur auf den Einfluss des einen oder anderen, die betreffenden Medien hauptsächlich von einander unterscheidenden Factors zurückzuführen. Mit einem Wort, es

wurde eine nähere Aufzählung und Prüfung des Einflusses aller der Factoren, welche eventl. in Betracht kommen können, nicht vorgenommen.

Von der auf die Ausbildung der Wurzeln in verschiedenen Medien bezüglichen Literatur will ich hier nur einige kurze Angaben machen:

Schwarz [1]) beobachtet, dass die Landpflanzen in Wasserkulturen eine Hemmung im Längenwachsthum der Wurzeln und auch eine solche in Bezug auf die Bildung von Wurzelhaaren erleiden. Wasser und auch feuchte Luft üben nach seinen Beobachtungen eine besondere Wirkung auf die Beschaffenheit der Oberhautzellen aus. Die Hemmung im Längenwachsthum sieht er als eine Folge der schwachen Luftzufuhr an, während dieser Umstand nicht die Ursache des Ausbleibens der Wurzelhaare sein soll.

Die Beobachtung, dass die Wurzeln von Landpflanzen im Wasser langsamer wachsen, ist namentlich auch von Sachs [2]) gemacht worden. Er vergleicht das Längenwachsthum der Hauptwurzel von *Vicia faba* in lockerer Gartenerde mit demjenigen in Wasser und feuchter Luft und stellt fest, dass die Wurzel — ohne zu Grunde zu gehen — im Wasser eine dauernde Retardation in ihrem Längenwachsthum erfährt, während sie in feuchter Luft bei noch stärkerer Hemmung nach 6 Tagen nicht mehr lebensfähig ist. Sachs sucht die Erklärung hierzu in der Thatsache, dass in der Gartenerde allen Bedürfnissen vollkommen Rechnung getragen, im Wasser dagegen die Athmung behindert und in der Luft die Wasserzufuhr sehr beschränkt ist.

Weitere Angaben über das Verhalten der Wurzeln in den verschiedenen Medien und überhaupt über die Wurzelbildung der Pflanzen, namentlich der Kulturpflanzen, finden wir bei:

Fraas, Das Wurzelleben der Kulturpflanzen, Berlin, 1870; F. Nobbe, Landw. Versuchsstationen, 1862, Bd. 4, S. 222; F. Haberlandt, Der allgem. landw. Pflanzenbau, Wien 1879, S. 147; Stohmann, Jahresbericht über die Forschungen der Agrikulturchemie, 1868/69, S. 242; Frank, Bot. Zeitung, 1893, S. 153; Pfeffer, Physiologie, Bd. 1, S. 83; Höveler, Ueber die Ver-

---

1) Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen. Untersuchungen aus dem botan. Institut in Tübingen, 1883, I. Bd., p. 135. — Vergl. auch Perseke, Ueber Formveränderung der Wurzeln in Wasser und Erde, 1877, p. 15.

2) Sachs, Arbeiten im Würzburger botan. Institut, 1873, Bd. 1, p. 409 ff.

werthung des Humus bei der Ernährung der chlorophyllführenden Pflanzen, S. 294; Thiel, Bewurzelung einiger Kulturpflanzen, Landwirthschaftliches Centralblatt für Deutschland, 1870, II, S. 355; Perseke, Ueber die Formveränderung der Wurzeln in Erde und Wasser, Leipzig, 1877.

Wie auch schon Eingangs hervorgehoben wurde, sind es aber nicht nur die Wurzeln, sondern auch andere Pflanzenorgane, welche in verschiedenen Medien eine specifisch differente Ausbildung erfahren, und es liegen auch betreffs des Verhaltens dieser Organe zahlreiche Einzelbeobachtungen vor. Auch auf diese Literatur will ich nachstehend nur ganz kurz hinweisen:

Frank, Beiträge zur Biologie der Pflanzen v. Cohn, 1872, Bd. I, Heft II, S. 76; Karsten, Bot. Zeitung, 1888, S. 577; Rosanoff, Bot. Zeitung, 1871, S. 834; Schenck, Biologie der Wassergewächse, 1886; Ernst, Bot. Zeitung, 1872, S. 586; Lewakowski, Bot. Jahresbericht, 1873, S. 594; Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Theil, 1893, S. 330; Vöchting, Organbildung, 1878, S. 142; Hofmeister, Allgem. Morphologie, 1866, S. 639; Döll, Rhein. Flora, S. 233; Hildebrand, Bot. Zeitung, 1870, S. 1 ff.; Hoffmann und A. Braun, Bot. Zeitung, 1878, S. 623; Emery, Bot. Zeitung, 1868, S. 309; Schenk, Handbuch der Botanik, 1884, III. Bd., S. 357.

In den nachstehend mitgetheilten Untersuchungen wurde nun aber nicht auf alle die beim Mediumswechsel an unseren Pflanzen zu beobachtenden Gestaltsveränderungen eingegangen. Meine Studien erstreckten sich vielmehr nur auf die Beziehungen zwischen dem Medium und dem Längenwachsthum der Hauptwurzel verschiedener Land- und Wasserpflanzen. Die Arbeit prüft auch nur die Schnelligkeit, d. h. die Aenderung des Wachsens in kürzerer Zeit, also nicht die Ausbildung des gesammten Wurzelsystems. Insbesondere handelt es sich dabei um die Feststellung des Einflusses, welchen die Kultur in Wasser, bezw. in Erde auf die Wurzel von Land- und Wasserpflanzen ausübt. Ausserdem wurden, vornehmlich an der Hauptwurzel von *Vicia faba*, noch einige Beobachtungen über das Verhalten im Schlamm angestellt.

B. Ausführung.

I. Allgemeines über die Versuchsanstellung.

Die bei allen Versuchen verwendete Erde war ein humoser Gartenboden, welcher bei jedem Gebrauch durch Anwendung eines 3 mm-Siebes von gröberen Bestandtheilen: Steinen, Holzstückchen etc. sorgfältig befreit und beim Anfeuchten auf den entsprechenden Feuchtigkeitsgehalt zwischen den Händen zerrieben wurde, um ihm dadurch eine möglichst lockere und krümelige Beschaffenheit zu verleihen.

Wo es nicht auf destillirtes Wasser ankam, wurde Leipziger Leitungswasser als Medium in Anwendung gebracht, jedoch, da das Leitungswasser sehr leicht Pflanzengifte, insbesondere schädliche Blei- und Kupferverbindungen enthalten kann, immer nur in der Weise, dass dieses Wasser mit einer geringen Menge gut ausgekochter Erde, die in ein Leinwandläppchen eingebunden war, versetzt wurde. Die Erde hat nämlich vermöge ihrer grossen Absorptionsfähigkeit die Eigenschaft, die schädliche Wirkung fraglicher Substanzen zu eliminiren.

Dass man mit dem Leitungswasser aus den angegebenen Gründen sehr vorsichtig zu Werke gehen muss, möge ein Versuch, der mit *Lemna minor* angestellt wurde, beweisen. Es bildeten je 16 Flachsstengel dieser Pflanze im Leitungswasser mit Anwenduug von Erde 14 Wurzeln mit einer Gesammtlänge von 486 mm und in derselben Flüssigkeit ohne Erdezusatz 17 Wurzeln mit 53 mm Länge. Es geht also aus diesen Zahlen mit voller Deutlichkeit hervor, dass ohne die besagte Vorsichtsmassregel eine ganz bedeutende Hemmung im Wachsthum der *Lemna*-Wurzel erfolgte, die in allererster Linie auf die giftige Wirkung gewisser, im Leitungswasser enthaltener Stoffe zurückzuführen ist. Die Glasgefässe, welche bei den Versuchen das Wasser zu fassen bestimmt waren, wurden zwecks gründlicher Reinigung vor jedesmaligem Gebrauch mit Salzsäure ausgespült und die zu den Untersuchungen benöthigten, künstlich hergestellten Gasarten, Sauerstoff und Wasserstoff, nach den üblichen Waschmethoden sorgfältigst von fremden Beimengungen befreit.

Als Versuchspflanzen kamen von Landpflanzen solche zur Anwendung, die eine Hauptwurzel besitzen, an der sich der Zuwachs leicht messen lässt. Als geeignet erwiesen sich: *Vicia faba: major*

und *minor*, *Lupinus albus*, *Helianthus annuus* und *Cucurbita pepo*. Diese Pflanzen wurden in ihren ersten Entwickelungsstadien benutzt, in denen sie aus den Reservestoffen zu leben vermögen. Die Samen wurden, nachdem sie einen Tag lang zur Aufquellung in Wasser gelegen hatten, in feuchten Sägespänen zum Keimen gebracht. Nach Verlauf von 3—4 Tagen waren dann die gebildeten Keimwurzeln je nach Art und Individualität der ausgelegten Samen 15—40 mm lang und zu den Versuchen geeignet.

Bei den Wasserpflanzen war es, in Anbetracht dessen, dass vorliegende Untersuchungen hauptsächlich während der Wintermonate ausgeführt wurden, leider nicht möglich, aus den ausgesäeten Samen Keimlinge zu erhalten. Wie bekannt, halten die Samen der meisten Wasserpflanzen eine längere Ruheperiode ein und können zum Theil das Austrocknen nicht vertragen. Es hatte dies aber insofern nicht viel zu sagen, als in *Lemna minor* eine Wasserpflanze zur Verfügung stand, die auch im Winter gut wächst und eine zum Messen geeignete Wurzel besitzt. Neben *Lemna minor* wurden auch mit *Azolla filiculoides*, *Lemna trisulca* und *Hydrocharis morsus ranae* Versuche angestellt, die allgemein das mit *Lemna minor* erhaltene Resultat bestätigten.

Um die Fehler, welche sich namentlich in Folge der Verschiedenheit der Individualität der einzelnen Pflanzen ergeben, in möglichst enge Grenzen zu bringen, wurde bei allen Versuchen darauf geachtet, dass die miteinander verglichenen Pflanzen, Wasser- wie Landpflanzen, in Bezug auf die Stärke ihrer Entwickelung, überhaupt hinsichtlich ihres ganzen Habitus möglichst gleich beschaffen waren, sowie, dass nicht ein einziges, sondern immer mehrere Exemplare gleichzeitig zu dem Versuch benutzt wurden, um auf diese Weise Durchschnittswerthe zu erzielen.

Dass bei den Vergleichsversuchen immer auch für gleiche Temperatur- und gleiche Beleuchtungsverhältnisse gesorgt wurde, soll nur nebenbei erwähnt werden.

Den eigentlichen massgebenden Versuchen war eine entsprechende Anzahl von Vorversuchen voraufgegangen und das nicht ohne guten Grund; wird man doch so von vornherein auf diejenigen Momente aufmerksam, welche für das Gelingen des Versuches bestimmend sind.

II. Einfluss von Erde und Wasser auf das Längenwachsthum der Wurzeln der Landpflanzen.

Wie schon weiter oben (S. 72) erwähnt wurde, ist von Sachs an der Hauptwurzel von *Vicia faba* der Einfluss des Mediums genauer beobachtet worden. Er hat experimentell festgestellt, dass das Wasser als solches an dieser Wurzel eine Retardation zu bewirken im Stande ist.

Es kam mir nun zunächst darauf an, mich durch eigene Beobachtung von der erwähnten Wachsthumshemmung zu überzeugen und festzustellen, ob diese Erscheinung auch noch bei anderen Landpflanzen constatirt werden könnte. Die Versuche wurden mit ganz geringen Abweichungen in derselben Weise, wie von Sachs angestellt, indem die als Keimlinge in Anwendung gebrachten Versuchspflanzen, *Vicia faba*, *Lupinus albus* und *Cucurbita pepo* einerseits in Gartenerde, andererseits in Wasser ausgepflanzt wurden. Die Erde befand sich in den bekannten schmalen Kästchen, bei denen die zwei einander gegenüberliegenden grösseren Seitenwandungen aus Glas hergestellt sind, das Wasser in sogenannten Glascüvetten von ca. 3 Liter Inhalt. Um zu bewirken, dass die Wurzeln in der Erde in möglichst gerader Richtung nach abwärts wuchsen, wurden unmittelbar hinter den Glaswänden der mit Erde gefüllten Kästchen mittelst eines Glasstabes vertical verlaufende Löcher von ca. 2 mm Lichtweite vorgebohrt und die Keimpflanzen so ausgesetzt, dass gleich zu Beginn des Versuchs ihre Wurzeln in diesen Löchern sich befanden. Von den Keimpflanzen, deren Wurzeln in Wasser zu wachsen bestimmt waren, wurde eine jede mittelst zweier dünner Gummiringe an einem Glasstabe befestigt und dann dieser Glasstab auf den oberen Rand der Glascüvette so aufgelegt, dass die Kotyledonen der Keimpflanzen gerade noch die Oberfläche des Wassers berührten. Die Zuwachsgrössen der Wurzeln in der Erde konnten hinter der Glasscheibe und diejenigen der Wurzeln im Wasser durch Herausnehmen derselben leicht gemessen werden.

Hatten sich die Wurzeln in Wasser gekrümmt, sodass ohne Geradebiegen derselben, was schon als ein ziemlich heftiger Eingriff in das regelrechte Wachsthum der Wurzeln betrachtet werden muss, ein genaues Messen nicht möglich war, so wurde der betreffende Versuch wiederholt. Von dem von Sachs angewandten Verfahren, die Wurzeln mit Tuschmarken zu versehen, um so An-

haltspunkte beim Messen der Zuwachsgrössen zu haben, habe ich bei den massgebenden Versuchen keinen Gebrauch gemacht, da, wie die Vorversuche ergaben, diese Art der Markirung leicht eine gewisse Benachtheiligung zur Folge hat. Als feste Punkte galten mir bei den Bohnen die Insertionsstellen der Kotyledonen, bei *Lupinus albus* und *Cucurbita pepo* der Wurzelhals, jene Uebergangsstelle zwischen Wurzel und Stamm, welche in Form eines kleinen Absatzes bei *Cucurbita* ohne Weiteres und bei einiger Uebung auch bei *Lupinus* leicht beobachtet werden kann.

Die Resultate, welche bei den so angestellten Versuchen erhalten wurden, sind in nachstehenden Tabellen zusammengestellt:

Versuch I.

Wachsthumszeit	Wurzelzuwachs pro Pflanze in mm (Mittel aus je 5 Pflanzen)				Temperatur
	Lupinus albus		*Cucurbita pepo*		
	Erde	Wasser	Erde	Wasser	
1. u. 2. Tag.	35	32	28	10	17—18° C.
3. „	26	21	23,5	11	
4. „	33	25	39	15	
5. „	32	26	35,5	18	
6. „	32	26	45	18	
7. „	26	23	41,5	15	
in 7 Tagen	184	153	212,5	87	

Versuch II.

Wachsthumszeit	Wurzelzuwachs pro Pflanze in mm (Mittel aus je 5 Pflanzen)				Temperatur
	Vicia faba		*Lupinus albus*		
	Erde	Wasser	Erde	Wasser	
1. Tag.	24,1	24,3	21,0	27,1	17—18,4° C.
2. „	25,5	28,3	28,7	29,5	
3. „	35,6	24,5	37,9	26,8	
4. „	38,0	31,3	39,1	29,0	
in 4 Tagen	123,2	108,4	126,7	112,4	

Die vorstehenden Zahlen lassen erkennen, dass die von Sachs an *Vicia faba* beobachtete Retardation des Wurzelwachsthums in Wasser nicht nur bei dieser, sondern auch bei anderen Landpflanzen besteht. Die starke Hemmung, wie sie an der Hauptwurzel von *Cucurbita pepo*, nicht aber in gleichem Maasse bei den beiden anderen Versuchspflanzen beobachtet wurde, dürfte darauf zurückzuführen sein, dass diese Pflanze in dem Wasser besonders viel Nebenwurzeln entwickelt und dass dieserhalb das Wachsthum der Hauptwurzel verändert wurde.

Es könnte nun bei diesem Versuch der Einwand gemacht werden, das Wurzelwachsthum in Erde sei deshalb ein stärkeres gewesen, weil in diesem Medium die Wurzeln nicht in der gewöhnlichen Art und Weise wachsen konnten. Denn erstlich hatten sie nicht nöthig, sich den Weg durch die Erde selbst zu bahnen, da ja vorgebohrt war, und zweitens bestand noch eine Abweichung von den natürlichen Verhältnissen darin, dass die wachsenden Wurzeln ständig mit der Glaswand des die Erde fassenden Kästchens in Berührung standen.

Um über diese Fragen Aufklärung zu erhalten, wurde der Zuwachs der Wurzeln von *Vicia faba* in Erde ohne Vorbohrung verglichen mit der Verlängerung der Wurzeln derselben Pflanzenart in Erde mit Vorbohrung hinter der Glaswand und in Erde, bei der in einiger Entfernung von der Glaswand ein entsprechend weiter Schacht gestossen war. Der Vollständigkeit halber wurde auch eine entsprechende Zahl Wurzeln vergleichsweise in Wasser wachsen gelassen.

Nachstehend die Resultate dieses Parallelversuches:

Wachsthums-dauer	Wurzelzuwachs pro Pflanze in 1 Tag in mm (Mittel aus je 4 Pflanzen)				Temperatur
	Erde ohne Vorbohrung	Erde, dicht hinter der Glaswand vorgebohrt	Erde, entfernt von der Glaswand vorgebohrt	Wasser	
3 Tage	29,3	29,2	29,0	25,8	17—20° C.

Hieraus ergiebt sich, dass das Vorbohren, an welcher Stelle es auch sein mochte, keinen merklichen Einfluss auf die Stärke des Längenwachsthums der Wurzeln ausübte, so dass also die in den vorhergehenden Versuchen gewonnenen Resultate einwandsfrei dastehen. In dem Resultate obigen Versuches liegt ausserdem eine

Bestätigung der mehrfach beobachteten Retardation des Wachsthums der in Wasser vegetirenden Wurzeln der Landpflanzen.

Dass übrigens irgendwelche Aenderung, wie z. B. die in unseren Versuchen constatirte Verschiedenheit in der Längszunahme der Wurzel, sich zu erkennen giebt, wenn die Pflanze im einen Falle in Erde und im anderen Falle in Wasser wächst, braucht uns in Ansehung der grossen Verschiedenheiten, welche Wasser und Erde in ihren Eigenschaften aufweisen, sowie in Rücksicht auf die Fähigkeit der Pflanzen, Veränderungen ihrer äusseren Umgebung nicht unbemerkt an sich vorübergehen zu lassen, nicht Wunder zu nehmen. Die Frage ist nur die: Welche specifischen Eigenschaften des Wassers oder der Erde sind es, welche die fragliche Wirkung zu Stande kommen lassen?

Bei der Behandlung dieser Frage ist von folgenden Gesichtspunkten ausgegangen worden:

1. Die Wurzel der Pflanze findet im Wasser weniger freien Sauerstoff als in der gewöhnlichen Erde vor. Vielleicht mag dieser Umstand bewirken, dass die Wurzeln der Landpflanzen in Wasser langsamer wachsen.
2. Die Erde enthält in der sogenannten Bodenflüssigkeit eine Reihe verschiedener Substanzen, insbesondere Pflanzennährstoffe in gelöstem Zustande, welche im Wasser, wenn auch nicht gerade ganz fehlen, so doch mindestens in anderen Mengenverhältnissen vorliegen, und welches Moment gleichfalls in der einen oder anderen Weise Einfluss auf das Längenwachsthum der Wurzeln ausüben könnte.
3. Abgesehen von seinen flüssigen Bestandtheilen, setzt sich der Boden in seiner Hauptmasse aus festen Partikeln zusammen, sodass die Pflanzenwurzel beim Durchwachsen desselben fortgesetzt mit ihrer Spitze auf diese festen Bodentheilchen aufstösst, was als Reizwirkung eine Veränderung im Längenwachsthum nach sich ziehen kann.
4. Der Boden besitzt eine grössere Dichtigkeit (Cohäsion) als das Wasser, und es ist von vornherein nicht ausgeschlossen, dass dieser Umstand die Pflanzenwurzel im Boden zu grösserem Wachsthum anspornt.

Der Gedanke, dass eine minder gute Versorgung mit Sauerstoff fragliche Retardirung bewirke, ist allerdings angesichts der Thatsache berechtigt, dass die Menge der in gewöhnlichem Wasser

gelösten atmosphärischen Luft eine sehr geringe ist. Der Gehalt eines Liters Wasser an den gelösten Bestandtheilen der Atmosphäre beträgt nach den Untersuchungen von Forel[1]) unmittelbar unter dem Wasserspiegel im Genfer See

bei + 5° C. 7,3 ccm O, 13,6 ccm N und 0,6 ccm CO_2,
„ + 20° C. 5,7 „ „ 10,7 „ „ „ 0,3 „ „

Dem Volumen nach enthält also das Wasser bei + 20° C., derjenigen Temperatur nämlich, welche das bei unsern Untersuchungen angewandte Wasser annähernd aufzuweisen hatte, nur 5,7 ‰ Sauerstoff. Es ist ja allerdings wahr, dass auch der procentische Gehalt der Bodenluft an freiem Sauerstoff nicht ganz so gross ist, wie derjenige der atmosphärischen, da vorwiegend durch die Zersetzung der im Boden vorhandenen organischen Substanzen eine mehr oder weniger grosse Menge von Sauerstoff verbraucht wird und an dessen Stelle Kohlensäure tritt.

Schon Levy und Boussingault[2]) fanden, dass der Gehalt der Bodenluft an Sauerstoff für gewöhnlich um 2 % niedriger ist als in der atmosphärischen Luft. In einem gedüngten Sandboden enthielt die Bodenluft sogar nur noch 10,35 % Sauerstoff. v. Fodor[3]) stellte in 19 Analysen den Gehalt der Bodenluft an Sauerstoff auf 18,33 % fest. Jedoch, trotzdem die Bodenluft weniger Sauerstoff als die Atmosphäre enthält, ist nach den vorstehenden Betrachtungen die Menge desselben noch vielmal grösser als im gleichen Rauminhalt Wasser.

Um nun den Einfluss des Sauerstoffs auf das Längenwachsthum der Wurzeln näher kennen zu lernen, war man zunächst bestrebt, die Versuchspflanzen in Wasser von verschiedenem Sauerstoffgehalt wachsen zu lassen. Dies wurde dadurch zu erreichen gesucht, dass durch eine bestimmte Menge gewöhnlichen Leitungswassers in schwachem, aber continuirlichem Strome einerseits reiner Sauerstoff,

---

1) Forel, Allgemeine Biologie eines Süsswassersees, 1893 und 1895. — Vergl. auch Bunsen, Gasometrische Methoden, 2. Aufl., p. 224 und Devaux, Echanges gaseux des plantes aquatiques. Ann. de sc. nat., VII. sér., T. IX, p. 53.

2) Jahresbericht der Chemie, 1852, p. 783. — Vergl. auch Wollny, Die Zersetzung der organischen Stoffe, 1896 und L. Mangin, Etudes sur la végétation dans ses rapports avec l'aération du sol. Ann. de la science agron. franç. et étrangère, 2e sér., 2e année, 1896, T. I.

3) Deutsche Vierteljahrsschrift für öffentliche Gesundheitspflege, 1875, Bd. VII, p. 205—237.

andererseits atmosphärische Luft hindurchgeleitet wurde und zwar in der nachstehend beschriebenen Art und Weise:

Ein ca. 1 Liter fassendes, wassergefülltes Vegetationsgefäss wurde unter einer Glasglocke aufgestellt, welche mit ihrer unteren Oeffnung auf einer geschliffenen und gefetteten Glasplatte luftdicht aufsass. Durch den doppelt durchbohrten Gummiverschluss des Halses ragte nahezu bis auf den Boden dieses Gefässes eine oben und unten offene Glasröhre, welche mittelst eines Gummischlauches mit einem ca. 50 Liter fassenden, mit gut gereinigtem Sauerstoff gefüllten Glasballon in Verbindung stand. In der zweiten Durchbohrung des Pfropfens befand sich ein kurzes, nur wenig in die Glasglocke hineinragendes Glasrohr, das die Verbindung mit der Aussenwelt herstellte. Da der Sauerstoff in dem Glasballon unter Wasserdruck sich befand, so konnte mittelst eines Glashahnes, der in die Verbindung zwischen Glasglocke und Sauerstoffbehälter eingeschaltet war, der Sauerstoff in einem beliebig starken Strome durch das unter der Glasglocke befindliche Wasser geleitet werden. In dem anderen Falle, wo an Stelle des Sauerstoffs atmosphärische Luft durch das Wasser getrieben werden sollte, war in derselben Art und Weise ein Glasgefäss mit Wasser unter einer Glasglocke aufgestellt. Das kurze Glasrohr wurde in Verbindung gesetzt mit einer Wasserstrahl-Luftpumpe, während das lange Glasrohr einerseits nahezu am Boden des unter der Glocke aufgestellten Gefässes unter Wasser und andererseits in der freien Luft endigte. Wurde im letzteren Falle die Luftpumpe in Thätigkeit gesetzt, so bewirkte dieselbe zunächst eine schwache Luftverdünnung in der Glasglocke, was aber weiter zur Folge hatte, dass durch das mit der äusseren Luft in Verbindung stehende, unter Wasser mündende Glasrohr atmosphärische Luft nachströmte, die ihren Weg, um zu dem luftverdünnten Raume zu gelangen, durch das Wasser nehmen musste. Je nachdem mehr oder weniger Wasser durch die Luftpumpe geleitet wurde, war auch der erzeugte Luftstrom ein grösserer oder geringerer.

Neben diesen beiden, nach der oben dargestellten Methode behandelten Wassersorten wurde gewöhnliches Leitungswasser ohne weitere Präparation in einem Glasgefäss, das nur lose mit einer Glocke überdeckt war, in Vergleich gezogen.

In allen drei Fällen waren die als Versuchspflanzen verwendeten Ackerbohnenkeimlinge durch einen mit entsprechend grossen Löchern versehenen, mit Paraffin imprägnirten Carton so über den

eingeschlossenen Vegetations-Gefässen angebracht, dass deren Wurzeln in das flüssige Medium eintauchten und die Kotyledonen die Oberfläche des Wassers gerade berührten. Sämmtliche Gefässe wurden zwecks Abhaltung des Lichtes mit dunklem Papier umgeben. Der Sauerstoff- bezw. Luftstrom war so regulirt, dass in dem Wasser, in das die Keimlinge eingesetzt waren, von halber zu halber Secunde eine Luftblase von Erbsengrösse in die Höhe stieg.

In den nachstehenden Zahlen sind die Ergebnisse einer Reihe der in vorstehender Weise angestellten Versuche zusammengestellt:

Medium	Wurzelzuwachs pro Pflanze u. Tag in mm (Mittel aus je 6 Pflanzen)			Versuchsdauer			Temperatur		
	Versuch 1	Versuch 2	Versuch 3	Versuch 1	Versuch 2	Versuch 3	Versuch 1	Versuch 2	Versuch 3
Wasser, durch welches Sauerstoff geleitet wurde . . .	23,8	26,6	20,4	2 Tage	2 Tage	3 Tage	17 bis 19° C.	18 bis 20° C.	16 bis 17° C.
Wasser, durch welches Luft geleitet wurde	24,7	26,2	19,5						
Wasser ohne Präparation	25,3	26,4	21,5						

Der etwas geringe Zuwachs in Versuch 3 ist wohl als eine Folge der niederen Temperatur, welche in diesem Falle das Wasser aufzuweisen hatte, anzusehen. Im Uebrigen ergiebt sich bei Durchsicht dieser Zahlen zur Genüge, dass ein wesentlicher Unterschied im Längenwachsthum der Wurzeln unserer Versuchspflanzen in den verschiedenen Medien nicht besteht, so dass man also schon nach den Ergebnissen dieser Versuchsreihe — bei der man doch sicher annehmen konnte, dass in den drei Wasserarten der Gehalt an gelöstem Sauerstoff stufenweise verschieden war — vermuthen darf, dass es nicht der Mangel des Wassers an Sauerstoff ist, welcher die Hemmung im Wurzelwachsthum der Landpflanzen verursacht; denn sonst müsste doch, wenigstens in dem Versuche, wo reiner Sauerstoff durch das Wasser getrieben wurde, das Wachsthum der Wurzeln eine Beschleunigung erfahren haben, was aber durchaus nicht der Fall war.

Es entsteht nun weiter die Frage: Sind denn die Wurzeln der Landpflanzen nicht nur im Wasser, sondern auch im Boden im Stande, mit einer sehr geringen Menge Sauerstoffs auszukommen?

Wir wissen zwar, wie aus den Beobachtungen verschiedener Forscher hervorgeht[1]), dass, wenn der Sauerstoffgehalt der Bodenluft eine gewisse Abnahme erfährt, die Pflanzen in ihrem Wachsthum zurückbleiben. Jedoch soll diese Erscheinung mehr in einer Anhäufung der Kohlensäure, welche mit der Abnahme des Sauerstoffgehaltes Hand in Hand geht, als in dem Mangel an Sauerstoff seinen Grund haben. Allerdings schreiben Déherain und Vesque[2]) und vermuthungsweise auch Mangin[3]) der geringen Menge des Sauerstoffs in der Bodenluft einen nachtheiligen Einfluss auf das Pflanzenwachsthum zu. Saussure[4]) dagegen hat gefunden, dass die Menge des zum Wachsthum der Pflanzen nöthigen Sauerstoffs eine sehr geringe sein kann. $^3/_4$ Linien = $1^1/_2$ mm Luftdruck sollen schon genügen, um *Polygonum persicaria*, *Epilobium molle* und *hirsutum*, *Lythrum salicaria*, *Inula dysenterica* ebenso gut wachsen zu lassen, wie beim gewöhnlichen Atmosphärendruck.

Ebenso sind nach einer Untersuchung von Wieler[5]) die Pflanzen befähigt, mit einer ganz unglaublich geringen Menge von Sauerstoff auszukommen. Beispielsweise ist nach den Wieler'schen Angaben *Vicia faba* im Stande, unter einer luftdicht verschlossenen Glasglocke von etwa 1600 ccm Inhalt mit nur ca. 0,00002 ccm Sauerstoff nicht nur lebensfähig zu bleiben, sondern auch noch einen geringen Zuwachs zu zeigen. Das Maximum des Wachsthums findet nicht, wie man von vornherein annehmen sollte, bei gewöhnlichem Atmosphärendruck, sondern schon bei einem Luftdruck von 200 mm, entsprechend einem Sauerstoffgehalt von 5—6 %, statt[6]).

---

1) L. Mangin, l. c. — Vergl. auch Böhm, Ueber den Einfluss der CO_2 auf das Ergrünen und Wachsthum der Pflanzen. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss., math.-naturwiss. Kl., zu Wien, Bd. LXVIII, 1873, p. 171.

2) Recherches sur la respiration des racines. Ann. d. sc. nat. bot., 1876, 6e sér., t. III, p. 327.

3) Mangin, l. c.

4) Recherches chimiques sur la végétation, 1804, Chap. VI.

5) Wieler, Arbeiten des Tübinger botan. Instituts, 1883, Bd. 1, p. 203.

6) Merkwürdig ist, dass die Pflanzen auch bei einem Sauerstoffgehalt, der höher ist als derjenige der atmosphärischen Luft, ein zweites Maximum in ihrem Wachsthum zeigen (s. Wieler, l. c., p. 218 und Jentys, Untersuchungen aus dem botan. Institut Tübingen, II. Bd., p. 452).

Obgleich es nun nach den vorliegenden Ausführungen und insbesondere nach den trefflichen Wieler'schen Untersuchungen wohl keinem Zweifel unterliegt, dass die Pflanzen mit ganz wenig Sauerstoff ein normales Wachsthum zeigen können, so ist es trotzdem nicht unterlassen worden, weitere diesbezügliche Untersuchungen in der Weise anzustellen, dass man den Pflanzen bei ihrem Wachsthum in Erde den Sauerstoff theilweise entzog.

An Stelle des mit Wasser gefüllten Glasgefässes in dem weiter oben (S. 81 ff.) beschriebenen Versuch wurde diesmal unter einer auf eine geschliffene Glasplatte luftdicht aufgesetzten, oben durch einen doppelt durchbohrten Gummipfropf verschlossenen Glasglocke ein mit Erde gefüllter Blumentopf, in welchen die als Keimlinge verwendeten Versuchspflanzen eingesetzt waren, aufgestellt. Die durch die eine Oeffnung des Pfropfens gesteckte, in das Innere der Glasglocke nur wenig hineinragende kurze Glasröhre wurde durch einen dickwandigen Gummischlauch mit der Wasserstrahl-Luftpumpe in Verbindung gesetzt, während die andere längere Glasröhre, in der zweiten Durchbohrung des Pfropfens befindlich, innerhalb des Vegetationsgefässes unter der aufgestellten Erde nahe dem Boden mündete und aussen durch ein eingeschaltetes T-Stück einerseits mit dem Steigrohr eines Gefässbarometers und andererseits mit einem dampfgesättigten Raum in Verbindung stand. Zwischen T-Stück und Dampfraum war ein Glashahn eingeschaltet. Wurde nun die Luftpumpe in Function gesetzt, so hatte das im Innern der Glasglocke und damit auch in den Poren der unter der Glasglocke befindlichen Erde eine Luftverdünnung zur Folge, welche mit Hilfe des eingeschalteten Gefässbarometers regulirt und, von geringen Schwankungen abgesehen, auf einer beliebigen Höhe constant erhalten werden konnte. Um eine stetige Erneuerung der Luft im Innern der Erde herbeizuführen, wurde der Glashahn, welcher die Verbindung mit dem Dampfraum herstellte, ein klein wenig geöffnet. Die Luft, welche einströmte, war also dampfgesättigt und verhütete ein Austrocknen der Erde.

Unter Berücksichtigung der Wasserdampftension wurde nun die Verdünnung so weit getrieben, dass die absolute Menge des noch vorhandenen Sauerstoffs, auf den gewöhnlichen Atmosphärendruck bezogen, in dem einen Versuch 10 und im anderen nur 2 % ausmachte.

Die Messungen der unter solchen Bedingungen gewachsenen Wurzeln von *Vicia faba* und *Helianthus annuus* ergaben Folgendes:

1. Versuch mit *Vicia faba*.

(Mittel aus 8 Pflanzen.)

Medium	Wurzelzuwachs pro Pflanze und Tag in mm	Versuchsdauer	Temperatur
Erde ohne Verdünnung der Luft	31,5	$3^3/_4$ Tag	19—20° C.
Erde mit Luftverdünnung auf die Hälfte des gewöhnlichen Atmosphärendruckes (10% Sauerstoff)	29,4		

2. Versuch mit *Helianthus annuus*.

(Mittel aus 2 Pflanzen.)

Medium	Wurzelzuwachs pro Pflanze und Tag in mm	Versuchsdauer	Temperatur
Erde ohne Verdünnung der Luft	17,5	1 Tag	17 - 18° C.
Erde mit Luftverdünnung auf $^1/_{10}$ des gewöhnlichen Atmosphärendruckes (2% Sauerstoff) . .	15,75		

In beiden Fällen scheint zu Gunsten der Erde ohne Luftverdünnung ein stärkeres Wurzelwachsthum zu bestehen. Indess, es sind die Unterschiede so gering, dass man nicht mit Bestimmtheit von einem nachtheiligen Einfluss des geringen Gehaltes der Bodenluft an Sauerstoff sprechen kann. Es sind also auch die Ergebnisse dieser Versuche geeignet, die Annahme zu stützen, dass die im Wasser beobachtete Hemmung des Wurzelwachsthums der Landpflanzen nicht als eine Folge des geringen Gehaltes desselben an gelöstem Sauerstoff anzusehen ist.

Hierfür spricht auch die Thatsache, dass alle unsere Kiemenathmer im Wasser Sauerstoff genug vorfinden, um leben zu können. Warum sollten die Wurzeln unserer Trockenlandpflanzen, die jedenfalls auch keinen grösseren Stoffwechsel- bezw. Athmungsprocess als diese Wasserthiere unterhalten, aus Mangel an Sauerstoff in ihrem Längenwachsthum eine Beeinträchtigung erleiden? Auch aus

der näheren Ueberlegung des Umstandes, dass die im Boden befindlichen Pflanzenwurzeln, speciell die aufnahmefähigen Theile derselben, alle zum Wachsthum nöthigen Stoffe, also auch den Sauerstoff, in Wasser gelöst aufnehmen, erhellt, dass der Sauerstoff der Bodenluft nicht ohne Weiteres in die Pflanzenwurzeln übergehen und auf deren Längenwachsthum Einfluss ausüben kann. Ob die Bodenflüssigkeit in Folge ihrer feinen Vertheilung mehr Sauerstoff gelöst enthält, als das Wasser, durch das in dem oben beschriebenen Versuch (S. 81) continuirlich reiner Sauerstoff geleitet wurde, und das nicht im Stande war eine Beschleunigung im Wurzelwachsthum herbeizuführen, muss dahingestellt bleiben, da ich diesbezügliche Angaben in der Literatur nicht gefunden habe, und es unterlassen wurde, die Bodenflüssigkeit auf ihren Gehalt an gelöstem Sauerstoff zu untersuchen.

Zwecks Beantwortung der Frage nach dem Einflusse der im Bodenwasser gelösten Substanzen wurde das Wachsthum der Wurzeln von Landpflanzen in gewöhnlichem Wasser verglichen mit demjenigen in einer Knop'schen Nährlösung, bei welcher, um z. B. eine Concentration von 1 ‰ zu haben, in 7 Liter Lösung

4 g $Ca(CO_3)_2$, 1 g $MgSO_4$ und
1 g KNO_3, 1 g KH_2PO_4

enthalten waren. Die Lösung wurde gleichzeitig in zwei verschiedenen Concentrationen, 1 ‰ und 5 ‰, hergestellt. Die Resultate dieses mit *Vicia faba* angestellten Versuches sind nachstehenden Zahlen zu entnehmen:

Medium	Wurzelzuwachs pro Pflanze und Tag in mm (Mittel aus je 6 Pflanzen)	Versuchsdauer	Temperatur
Wasser	22,5	5 Tage	20 – 21,6° C.
Nährlösung (1 ‰)	20,3		
„ (5 ‰)	18,5		

Im Vergleich zu Wasser hatte also die Lösung von 1 ‰ eine geringe, diejenige von 5 ‰ dagegen schon eine beträchtliche Retardirung des Wurzelwachsthums zur Folge. Diese Erscheinung ist übrigens schon lange beobachtet und wird darauf zurückgeführt, dass zu starke Concentrationen den Turgor der Zellen und damit

auch die Geschwindigkeit des Wachsthums herabdrücken. In Bezug auf unsere Frage ist aber diesen Zahlen zu entnehmen, dass die in der Lösung enthaltenen Salze jedenfalls kein beschleunigtes Wachsthum bewirkten, was doch hätte eintreten müssen, wenn der Nährstoffgehalt der Bodenflüssigkeit das in Erde rascher erfolgende Wurzelwachsthum hervorrufen würde.

Es könnte nun gegen diesen Versuch der Einwand erhoben werden, in der Nährlösung wirkten die Nährstoffe in einer anderen Weise auf das Wachsthum der Wurzeln ein, als wenn dieselben absorbirt von einem festen Substrat den Pflanzen zu Gebote ständen. Darum wurde in einem weiteren Versuch Quarzsand verwandt, der mit Wasser oder mit Nährsalzlösung durchtränkt wurde. Der mit Wasser zu durchtränkende Quarzsand wurde zuerst mit Salzsäure behandelt und dann mit Wasser gründlichst ausgewaschen, so dass man sicher sein konnte, in diesem Medium die Menge gelöster Substanzen auf das geringste Maass herabgesetzt zu haben. Im anderen Falle wurde der Quarzsand ohne Weiteres mit der Nährlösung getränkt derart, dass er den gleichen Feuchtigkeitsgehalt aufwies, wie der das Wasser enthaltende Sand. Die Herstellung gleicher Feuchtigkeitsgrade war unschwer dadurch zu erreichen, dass gleiche Quantitäten des in beiden Fällen vor seiner Verwendung lufttrocken gemachten Quarzsandes mit gleichen Volummengen Wassers bezw. Nährlösung vermengt wurden. Die Concentration der Nährlösung war 5 ‰. Als Versuchspflanze diente *Vicia faba*. Es ergab sich dabei folgendes Resultat:

Medium	Wurzelzuwachs pro Pflanze und Tag in mm (Mittel aus 2 Versuchen mit je 5 Keimlingen)	Versuchsdauer	Temperatur
Quarzsand mit Wasser angefeuchtet	13,9	3 Tage	18° C.
Quarzsand mit 5 ‰iger Nährlösung getränkt	13,6		

Ein Blick auf vorstehende Zahlen lehrt, dass die dem Sande beigegebenen Nährsalze keine Beschleunigung im Wurzelwachsthum unserer Versuchspflanzen herbeiführen.

Uebrigens darf nicht ausser Acht gelassen werden, dass auch das angewendete Leitungswasser, welches ja dem Boden entstammt,

nicht ganz frei von Bodensalzen ist. Das bei vorliegenden Versuchen verwendete Leipziger Leitungswasser enthält nach den Angaben des hygienischen Instituts zu Leipzig in 1 cbm, abgesehen von 181 g festen und 3 g organischen Substanzen, folgende Mengen aufgelöster mineralischer Bestandtheile:

2,5 g Eisenoxyd,	16,4 g Natron,
17,1 g Kochsalz,	2,6 g Kali,
49,7 g Kalk,	37,6 g Schwefelsäure,
5,7 g Magnesia,	20,0 g Kieselsäure,

3,2 g Salpetersäure.

Ausdrücklich muss noch hervorgehoben werden, dass sich vorstehende Beobachtungen nur auf das Längenwachsthum der Hauptwurzel von Keimpflanzen und auf die nach kurzer Zeit erzielten Erfolge beziehen, dass also aus diesem Grunde die erhaltenen Resultate nicht etwa in Widerspruch gesetzt werden dürfen zu den Versuchsergebnissen, welche in Uebereinstimmung mit Stohmann[1]), und Frank[2]) insbesondere von Nobbe[3]) gemacht wurden und welche zeigten, dass die Nährstoffvertheilung im Boden Einfluss ausübt auf die Ausbildung und Verbreitung der Nebenwurzeln in dem Sinne nämlich, dass sich die Wurzelverbreitung der Nährstoffvertheilung accommodirt. In vorliegenden Untersuchungen handelt es sich bloss darum, ob die an der Hauptwurzel verschiedener Keimlinge von Landpflanzen in Wasser beobachtete Wachsthumshemmung allenfalls auf den Einfluss der Nährstoffe zurückgeführt werden könnte, und in Bezug auf diesen Punkt geht aus vorstehenden Versuchen deutlich hervor, dass es die Nährstoffe, die im Bodenwasser gelöst vorliegen, nicht sind, welche fragliche Erscheinung zu Stande bringen.

Hinsichtlich des dritten, auf S. 79 erwähnten Punktes, möchte ich nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, dass der Contact empfindlicher Pflanzentheile mit Substanzen, die in Bezug auf ihren Aggregatzustand verschieden geartet sind, oftmals ganz augenfällige Verschiedenheiten im Wachsthum der betreffenden Organe als Reizwirkung zur Folge haben kann. Ich brauche nur

1) Jahresbericht über die Forschungen der Agrikulturchemie, 1868/69, p. 242.

2) Botan. Zeitung 1893, p. 153.

3) Landwirthschaftl. Versuchsstat. 1862, Bd. 4, p. 222 und 1868, Bd. 10, p. 100. — Vergl. auch Pfeffer, Physiologie, Bd. I, p. 83 und Höveler, Ueber die Verwerthung des Humus bei der Ernährung der chlorophyllführenden Pflanzen, p. 294.

zu erinnern an die Erscheinung, dass die Ranken, die Blattstiele und andere Organe zahlreicher Kletterpflanzen bei Berührung mit einem festen, nicht aber mit einem flüssigen Gegenstande ein verändertes Wachsthum zeigen, was als eine Reizwirkung anzusehen ist. Da nun die Wurzelspitze ein ausgezeichnetes reizempfindliches Pflanzenorgan repräsentirt, so ist es nicht undenkbar, dass deren Contact mit den festen Bodenpartikelchen ein schnelleres Längenwachsthum der ganzen Wurzel zur Folge hat.

Es ist nun allerdings unterlassen worden, in Bezug auf diese Frage umfassendere Versuche anzustellen. Jedoch eine theilweise Beantwortung derselben liegt vielleicht in einem schon weiter oben beschriebenen Versuche (S. 78), bei welchem die Keimlinge von *Vicia faba* im einen Falle in Erde mit und im anderen in Erde ohne Vorbohrung wuchsen und bei dem es sich zeigte, dass trotz dieser Verschiedenheiten in der Stärke des Längenwachsthums kein Unterschied zu beobachten war. Freilich ist hier zuzugeben, dass bei diesem Versuche die Wurzeln in Folge der Nutation, welche dieselben beim Wachsen ausführen, trotz der Vorbohrung mit ihrer Spitze die Bodentheilchen berührten. Jedenfalls aber hat der Contact mit den Erdtheilchen bei den längs des Bohrloches wachsenden Wurzeln nicht im selben starken Maasse stattgefunden, wie da, wo die Wurzeln gezwungen waren, ohne Beihilfe durch die Erde zu wachsen. Die diesem Versuche wenigstens mit einiger Wahrscheinlichkeit entspringende Annahme, dass der Contact der Wurzeln mit den festen Bodentheilchen keinen wachsthumsbeschleunigenden Einfluss auf die Wurzeln ausübt, wird aber noch bestärkt durch die Ergebnisse eines erst später näher zu beschreibenden Versuches (S. 112—114), bei dem es sich herausstellte, dass, wenn man Ackerbohnenkeimlinge in eine Erd-Wassermischung von schlammiger Beschaffenheit bringt, dieselben eine noch etwas stärkere Retardation, wie im Wasser zeigen. Es ist freilich auch dieser Versuch nicht geeignet, eine endgültige Lösung der Contactfrage zu geben, da bei ihm noch andere Umstände, insbesondere die in der nassen Erde stattfindenden Zersetzungserscheinungen in Betracht kommen. Doch soviel kann diesem Versuche entnommen werden, dass eine Beschleunigung des Wurzelwachsthums nicht stattgefunden hat. Auch die von Pfeffer[1]) gemachte Beobachtung, dass das bei der Berührung mit dem Boden erfolgende Hervorbrechen schon

1) Pfeffer, Arbeiten des Würzburger botan. Instituts, 1871, I. Bd., p. 97.

angelegter Wurzeln aus den Wurzelträgern von *Selaginella* nicht als Folge einer Contactwirkung aufzufassen, sondern dem Einflusse der im Boden vorhandenen Feuchtigkeit zuzuschreiben ist, bestätigt nur, dass der Contact der Wurzelspitze mit den festen Bodenpartikelchen nicht die Ursache von dem im Boden erfolgenden beschleunigteren Wachsthum ist[1]).

In Bezug auf den letzten auf S. 79 aufgestellten Punkt soll zum Beweis dafür, dass die grössere Dichtigkeit des Bodens nicht das beschleunigte Wurzelwachsthum hervorruft, an einen von C. Kraus[2]) angestellten Versuch erinnert werden, bei dem es sich zeigte, dass in festgestampften Untergrund die Pfahlwurzeln von Ackerbohnen und Lein nicht etwa tiefer, sondern weniger tief (2 cm) eindrangen. Auch der Versuch, bei dem die Wurzeln in Erde mit Vorbohrung dasselbe Wachsthum zeigten, wie wenn nicht vorgebohrt war, sagt uns, dass in den eingehaltenen Grenzen die grössere Dichtigkeit des Mediums kein schnelleres Wachsthum veranlasst. Wenn allerdings die Unterschiede in der Dichtigkeit des Mediums grössere sind, so machen sich Verschiedenheiten in der Längszunahme der Wurzeln geltend, in dem Sinne aber, dass mit der Zunahme der Dichtigkeit das Wachsthum sich verlangsamt. Folgender Versuch möge das bestätigen:

Es wurden in Sägespänen, lockerer Gartenerde und sehr steifem plastischem Thon, also in drei Medien, die sich in Bezug auf ihre Dichtigkeit ganz wesentlich von einander unterschieden, Keimlinge einer ganzen Anzahl von Pflanzen ausgesetzt. Die grösste Dichtigkeit besass offenbar der Thon, die geringste die Sägespäne und in der Mitte stand die Gartenerde.

Das Ergebniss dieses Versuches war folgendes:

Medium	Wurzelzuwachs pro Pflanze und Tag in mm (Mittel aus je 3 Pflanzen)						Versuchsdauer	Temperatur
	Helianthus annuus	*Lupinus albus*	*Phaseolus multiflorus*	*Vicia faba minor*	*Vicia faba major*	*Cucurbita pepo*		
Thon	32	18,5	15	22	23	25	1 Tag	23 bis 24,2° C.
Gartenerde . .	55	29,5	22,5	22	30	44		
Sägespäne . .	61,5	41,5	38,5	39,5	31	42,5		

1) Siehe auch Schimper, Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Botan. Centralblatt 1884, p. 192 ff.

2) Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik, 1894, Bd. 17, p. 86. — Vergl. auch Perseke, l. c., p. 14.

Die im Allgemeinen ziemlich bedeutenden Zuwachsgrössen finden ihre Erklärung darin, dass die Kulturen diesmal im Warmzimmer aufgestellt, die Temperaturverhältnisse also sehr günstige waren. Im Uebrigen ist bei der Betrachtung vorstehender Zahlen ohne Weiteres zu erkennen, dass im Allgemeinen in dem Maasse als die Medien an Dichtigkeit zunahmen, die Pflanzenwurzeln in ihrem Wachsthum zurückblieben, so dass mau also auch nach dem Ergebniss dieses Versuches mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit sagen kann, dass der dem Eindringen der Wurzeln in das Wasser entgegengesetzte geringere Widerstand nicht die Ursache einer Retardirung in deren Wachsthum sein kann.

Aus den bisherigen Betrachtungen und mitgetheilten Versuchsergebnissen lässt sich ersehen, dass alle die in Betracht gezogenen Factoren, welche Wasser und Erde als Wachsthumsmedien von einander unterscheiden, für sich allein nicht die Ursache sind von der im Wasser zu beobachtenden Retardation des Wurzelwachsthums der Landpflanzen. Ob es überhaupt eine einzelne Ursache ist, die diese Erscheinungen nach sich zieht, oder ob dieselbe die Resultante aller angeführten darstellt, ist vorstehenden Betrachtungen nicht zu entnehmen. Nach all den gemachten sonstigen Erfahrungen aber dürfte letzteres zutreffen.

III. Einfluss von Erde und Wasser auf das Längenwachsthum der Wurzeln der Wasserpflanzen.

Wenn nun, wie aus den Betrachtungen des vorigen Capitels hervorgeht, die Wurzeln der Landpflanzen im Wasser ein gehemmtes Wachsthum zeigen, so drängt sich uns ganz von selbst die Frage auf: Wie verhalten sich die Wurzeln der Wasserpflanzen, wenn diese in Erde ausgepflanzt werden? und wenn sich Verschiedenheiten ergeben: Was ist die Ursache derselben?

Aus schon angeführten Gründen (S. 75) kam als Versuchspflanze in allererster Linie *Lemna minor* zur Verwendung. Wegen der Kleinheit dieser Pflanze brauchten die betreffenden Kulturgefässe nur geringe Dimensionen zu haben und es war daher leicht, selbst bei genügender Luft- und Lichtversorgung, die Pflanzen in allen Versuchen im dampfgesättigten Raum zu halten. Man hatte nur nöthig, die betreffenden Kulturen auf einen etwas Wasser enthaltenden Untersatz aufzustellen und sie mit einer mit feuchtem

Filtrirpapier austapezirten Glasglocke zu überdecken, sowie das Ganze in einem entsprechend warmen, genügend beleuchteten Raume aufzustellen. Da das Filtrirpapier, welches der Lichtversorgung wegen nur die untere Hälfte der Glasglocke auskleidete, in das Wasser des Untersatzes eintauchte, so war für ein stetiges Feuchthalten des Filtrirpapiers Sorge getragen und damit auch die Garantie gegeben, dass der Innenraum der Glasglocke immer dampfgesättigt war. Die Dampfsättigung der Luft ist bei den Wasserpflanzen in sofern wichtig, als dieselben nicht darauf eingerichtet sind, in minder feuchter Luft ihre volle Turgescenz zu erhalten.

Um möglichst gleichmässig beschaffenes Pflanzenmaterial in die Vergleichsversuche einzustellen, wurde nur auf die Summe gleichstark entwickelter Flachstengel und nicht auf die Zahl der Pflanzenexemplare selbst geachtet, da bekanntlich eine einzelne *Lemna*-Pflanze im einen Falle aus einer ganzen Menge zusammenhängender und im anderen nur einem einzigen Flachstengel bestehen kann.

Wo nichts anderes gesagt ist, wurden die Pflanzen bei Beginn des Versuches durch Abschneiden mit der Scheere ihrer Wurzeln beraubt, um aus der Zahl und Gesammtlänge der neugebildeten Wurzeln die nöthigen Schlüsse zu ziehen.

Wie bei den Landpflanzen, so wurde auch bei dieser Wasserpflanze zunächst in einem Versuche das Längenwachsthum der Wurzel in Erde und Wasser einem Vergleich unterzogen. Die Erde wurde mit soviel Wasser begossen, als sie bei Erhaltung ihrer Porosität vermöge der wasserfassenden Kraft überhaupt festzuhalten vermochte. Der Feuchtigkeitsgrad war daher so gross, dass verschiedene Trockenlandpflanzen jedenfalls in Folge zu grossen Wassergehaltes in diesem Boden geschädigt worden wären. Die Erde wurde in einen kleinen Blumentopf, das Wasser in eine mit schwarzem Papier umwickelte Krystallisirschale gegeben und auf beide Medien eine gleiche Anzahl Flachstengel aufgelegt. Den nachstehenden Zahlen (S. 93) sind die Ergebnisse dieses Versuches zu entnehmen.

Schon ein flüchtiger Blick auf diese Zahlen zeigt die ausserordentlich grossen Unterschiede, welche sich in dem Längenwachsthum der Wurzeln zu erkennen gaben. Während im Wasser eine ganze Anzahl langer Wurzeln gebildet wurde, hatte auf der Erde beinahe gar kein Wurzelwachsthum stattgefunden. Die Pflanzen auf der Erde waren aber nicht, wie man nach obigen

Angaben etwa vermuthen könnte, zu Grunde gegangen, sondern sie zeigten alle am Schlusse des Versuches dasselbe frische Aussehen, wie zu Anfang desselben. Es handelte sich während des Aufenthaltes auf der Erde auch nur um eine Sistirung des Wachsthums, nicht aber um einen Verlust der Fähigkeit, unter günstigeren Bedingungen das Wachsthum wieder aufnehmen zu können; denn als diese Wasserlinsen nach 12 tägiger Vegetationsstockung wieder aufs Wasser versetzt wurden, begann sofort in regelrechter Weise das Wachsthum der ganzen Pflanzen, so dass nach Verlauf von weiteren 12 Tagen nicht weniger als 19 Wurzeln mit einer Gesammtlänge von 198 mm, also ungefähr dieselbe Zahl gleichlanger Wurzeln gebildet wurde, wie in dem Falle, wo die betreffenden Versuchspflanzen gleich aufs Wasser ausgepflanzt wurden.

Medium	Anzahl der Flachstengel bei Beginn des Versuches	Zahl der neugebildeten Flachstengel	Anzahl der neugebildeten Wurzeln	Gesammtlänge der neugebildeten Wurzeln	Versuchsdauer
Wasser	16	17	16	205 mm	12 Tage.
Erde	16	3	2	5 „	

Der Vergleich des Resultates des ersten mit *Lemna minor* angestellten Versuches mit dem Ergebniss des entsprechenden mit Landpflanzen gemachten Experimentes ergiebt also, dass sich die Wasserpflanze, *Lemna minor*, in dem Verhalten ihrer Wurzeln in Erde und Wasser gerade umgekehrt zeigt, wie die Landpflanzen; denn während diese im Wasser in ihrem Wurzelwachsthum eine Retardation erleiden, erfährt jene eine solche, wenn sie in Erde zu vegetiren gezwungen ist.

Auch bei *Lemna minor* wurde zur Ergründung der Ursachen der Retardirung des Wurzelwachsthums in Erde von gleichen Gesichtspunkten ausgegangen, wie oben bei den Landpflanzen, ausserdem festzustellen versucht, ob die in der Erde stattfindenden Zersetzungserscheinungen die Retardation bewirken oder ob der hemmende Einfluss der Erde sich nur auf die Neubildung, nicht aber auch auf das Weiterwachsen schon angelegter Wurzeln erstrecke und ob schliesslich die Erscheinung mit der Wasserversorgung unserer Pflanze in Zusammenhang stehe.

Die Sauerstofffrage anlangend, ist hervorzuheben, dass die *Lemna*-Pflanze auf der Erde mehr oder weniger von allen Seiten mit Luft umspült wird, was nicht im selben Maasse zutrifft, wenn sie auf dem Wasser schwimmt; denn in diesem Falle hat die Luft nur zu der Oberseite der Flachstengel uneingeschränkten Zutritt. Es könnte nun sein, dass der in der Erde in grösserer Menge zur Verfügung stehende Sauerstoff in der Weise auf die Pflanze einwirkt, dass das Wurzelwachsthum gehemmt wird. Um dieser Frage näher zu treten, wurde darnach getrachtet, die Pflanze unter solche Verhältnisse zu bringen, unter denen sie bei genügendem Wasservorrath gleichzeitig auch viel atmosphärische Luft zugeführt bekommt. Dies wurde erreicht dadurch, dass die Flachstengel von *Lemna minor* auf einen Filtrirpapierstreifen gelegt wurden, welcher über eine nicht ganz mit Wasser gefüllte Krystallisirschale etwas nach unten gebogen ausgespannt war, so dass der Scheitel des Bogens ins Wasser eintauchte. Das in Folge der Berührung mit der Wasseroberfläche von dem Filtrirpapier aufgesogene Wasser genügte, um die Pflanze reichlich mit Wasser zu versorgen.

Nachstehend das Resultat dieses Versuches:

Medium	Anzahl		Anzahl	Gesammtlänge	Versuchsdauer
	der Flachstengel bei Beginn des Versuches	der neugebildeten Flachstengel	der neugebildeten Wurzeln		
Wasser	16	8	12	180 mm	12 Tage.
Mit Wasser getränktes Fliesspapier . . .	16	8	13	165 „	

Dieser Tabelle kann entnommen werden, dass zwischen dem Wurzelwachsthum im Wasser und auf dem feuchten Filtrirpapier kein wesentlicher Unterschied besteht. In beiden Fällen hat ein ganz normales Wachsthum der Wurzeln stattgefunden, und es lässt sich nach diesen Ergebnissen die Vermuthung aussprechen, dass eine reichlichere Zufuhr des Sauerstoffes zu den Wurzeln von *Lemna minor* deren Wurzelwachsthum nicht zu hemmen im Stande ist.

Auf die Sauerstofffrage wurde in weiteren Versuchen in der Weise eingegangen, dass man der die *Lemna* umgebenden Luft

den Sauerstoff theilweise entzog. Es wurden zu dem Zwecke in derselben Weise, wie bei den entsprechenden Versuchen mit Landpflanzen, die betreffenden Kulturen unter einer luftdicht verschlossenen Glasglocke aufgestellt und die von letzterer eingeschlossene Luft durch Anwendung der Wasserstrahl-Luftpumpe verdünnt. Der dadurch in der Glasglocke entstehende Unterdruck wurde jedoch bei diesem Versuche auf die Weise wieder beseitigt, dass man nach Auspumpen der atmosphärischen Luft bis auf die gewünschte Sauerstoffmenge in die Glocke Wasserstoff einströmen liess und zwar solange, bis der Druck der Luft im Innern der Glocke mit dem äusseren Druck übereinstimmte. Da bei dem Verdünnen der Luft mit dem Sauerstoff gleichzeitig auch Kohlensäure entfernt und ausserdem während der ganzen Versuchsdauer eine Erneuerung der Luft im Innern der Glocke nicht vorgenommen wurde, so musste auch des Umstandes gedacht werden, dass die vorhandene geringe Menge von Kohlensäure durch den Assimilationsprocess der Pflanzen gar bald verbraucht sein könnte und dann die Pflanzen aus Mangel an Kohlensäure ihr Wachsthum einstellten. Es wurde daher innerhalb der Glasglocke durch Einbringen einer kleinen Kartoffel eine ständige Kohlensäurequelle geschaffen. Die Kartoffel wurde vor ihrer Verwendung mit Wasser sorgfältig abgewaschen und 10 Minuten lang in eine halbprocentige Formollösung eingetaucht, um die Bakterien zu tödten. In der Glocke wurde *Lemna minor* nicht nur auf dem vorhin erwähnten Filtrirpapierstreifen, sondern auch auf Wasser ausgepflanzt. Die Ergebnisse der mit gewöhnlicher Luft, 5proc. und 10proc. Sauerstoffatmosphäre ausgeführten Versuche stellen sich in folgenden Zahlen (S. 96) dar.

Diese Zahlen zeigen, dass in der Gesammtlänge der gebildeten Wurzeln nur geringe Unterschiede bestehen, welche eher auf eine Verschiedenheit der Individualität der einzelnen Versuchspflanzen als auf die Verschiedengradigkeit des Sauerstoffgehaltes der die einzelnen Kulturen umgebenden Luftarten zurückzuführen ist. Würde die Hemmung des Wachsthums, wie sie bei den in Erde ausgepflanzten Exemplaren beobachtet werden konnte, als eine Folge des Einflusses des Sauerstoffs anzusehen sein, so hätte in dem vorliegenden Versuche, wo doch ganz verschiedene Mengen Sauerstoffs in Betracht kamen, ein irgendwie merklicher Unterschied im Wachsthum unserer *Lemna*-Pflanze zum Vorschein kommen müssen, was aber nicht der Fall war. Es dürfte sich demnach das Ergebniss dieses Versuches nur als eine Bestätigung dessen erweisen,

was schon bei dem vorhergehenden vermuthungsweise ausgesprochen ist, nämlich: Die Hemmung, welche *Lemna minor* in ihrem Wurzel- und auch Stengelwachsthum auf Erde erfährt, wird nicht hervorgerufen durch den hier allseitig zutretenden Sauerstoff.

Medium	Anzahl der Flachstengel bei Beginn des Versuches	Anzahl der neugebildeten Flachstengel	Anzahl der neugebildeten Wurzeln	Gesammtlänge der neugebildeten Wurzeln	Versuchsdauer
Wasser in gewöhnl. Luft aufgestellt . .	16	13	14	145 mm	6 Tage.
Nasses Fliesspapier in der gewöhnl. Luft aufgestellt	16	12	10	123 „	
Wasser in einer Atmosphäre, die 10 % Sauerstoff enthält .	16	11	11	139 „	
Nasses Fliesspapier in derselben Atmosphäre	16	12	8	126 „	
Wasser in einer Atmosphäre, welche 5% Sauerstoff enthält .	16	13	11	138 „	
Nasses Filtrirpapier in derselben Atmosphäre	16	13	13	184 „	

Ist es nun vielleicht der Contact der für gewöhnlich mit Wasser in Berührung stehenden *Lemna*-Wurzel mit den festen Bodentheilchen, welcher fragliche Wachsthumshemmung hervorruft? Zwecks Beantwortung dieser Frage verweise ich zunächst auf jenen Versuch, bei dem unsere Wasserpflanze auf feuchtgehaltenem Filtrirpapier, wie wir gesehen, in ganz normaler Weise Wurzel bildete. Dies hätte nicht der Fall sein können, würde der Contact mit einem festen Körper eine Wachsthumshemmung nach sich ziehen. Da nun aber bei diesem Versuche der Einwand gemacht werden könnte, die Wurzeln und ebenso auch die einzelnen Theile des Filtrirpapiers seien mit einer dünnen Schicht Wassers überzogen und es käme daher auch eine eigentliche Berührung zwischen Wurzel und festem Fliesspapier gar nicht zu Stande, habe ich zwecks sicherer Herbeiführung einer solchen, den angeführten Versuch in

der Weise abgeändert, dass ich das feuchte Filtrirpapier mit einer dünnen Schicht feinen Quarzsandes überstreute und erst auf diese Sandlage die *Lemna minor* auflegte. Die das bestreute Filtrirpapier tragende Krystallisirschale wurde sodann auf die stossweise sich bewegende Drehscheibe eines Ankerklinostaten fest aufgeklebt in der Annahme, dass sie die ruckweise Bewegung der Drehscheibe mitmache und so unter allen Umständen ein Contact zwischen *Lemna*-Wurzel und Sandkörnern zu Stande komme.

Das Ergebniss dieses Versuches war aber kein anderes, wie dasjenige, welches sich schon bei dem mit blossem Filtrirpapier angestellten zeigte. Von der gleichen Anzahl Flachstengel wurden diesmal sogar in 13 Tagen nicht weniger als 15 Wurzeln mit einer Gesammtlänge von 446 mm gebildet.

Das Bestreben war nun weiter dahin gerichtet, direct nachzuweisen, dass die Berührung der Wurzeln mit der Erde kein Wachsthumshemmniss bildet. Bei dem gewöhnlichen Feuchtigkeitsgehalt findet, wie wir gesehen, ein Wachsthum in Erde nicht statt. Vielleicht ist dies aber der Fall, wenn die Erde ganz mit Wasser durchtränkt und ausserdem dafür gesorgt ist, dass die in stark durchnässter Erde durch Fäulnissprocesse gebildeten Stoffe abgeleitet werden. Es wurde, um diese Bedingungen zu erfüllen, durch Ueberziehen eines entsprechend grossen Holzrahmens mit Stramin ein oben offenes, ca. 10 cm langes, ebenso hohes und 1 cm breites, also ein sehr schmales Kästchen, hergestellt, welches mit Erde bis an den Rand gefüllt und dann soweit in ein ca. 8 Liter Wasser enthaltendes Bassin getaucht wurde, dass die Oberfläche der Erde gerade mit dem Wasserniveau abschnitt. In Folge des Umstandes, dass die Erde nur in einer sehr dünnen Schicht vorlag und diese nur durch Stramin vom Wasser getrennt war, konnte natürlich ein reger Austausch zwischen Erde und Wasser stattfinden und somit auch eine Vertheilung der in der Erde gebildeten allenfalls schädlichen Producte auf die ganze Wassermasse eintreten. Die *Lemna minor* wurde auf die Oberfläche der unter Wasser getauchten Erde ausgepflanzt. — Das Resultat siehe Tabelle S. 98.

Von den auf der eingetauchten Erde gebildeten Wurzeln waren es 6 Stück, welche längs der Oberfläche wuchsen, wogegen alle übrigen mit ihrer ganzen Länge in senkrechter Richtung in dieses Medium eindrangen. Von anderweitigen Ergebnissen abgesehen, liegt in Bezug auf die Contactfrage in obigen Zahlen der Beweis, dass die Berührung der *Lemna*-Wurzel mit der Erde nicht der

Grund des Ausbleibens der Wurzeln auf gewöhnlich feuchter Erde sein kann. Für diese Annahme sprechen auch noch die Resultate folgender Versuche:

1. Ein Glasgefäss wurde bis nahezu an den Rand mit Sand gefüllt und dann zu diesem Sande so lange Wasser zugegossen, bis dasselbe in etwa 7 mm hoher Schicht über der Sandoberfläche stand. Auf diese Weise wurde erreicht, dass auf die Wasseroberfläche ausgelegte Wasserlinsen mit ihren Wurzeln nach kurzer Zeit auf den Sand aufstossen mussten. Es zeigte sich nun, dass die zu diesem Versuche angewandten und zu Beginn desselben schon mit Wurzeln von je 5 mm Länge versehenen Wasserlinsen in dem Wasser in regelrechter Weise weiter wuchsen und dass die Wurzeln nach ihrem Aufstossen auf den Sand nicht etwa in Folge des Contactes mit diesem das Wachsthum einstellten, sondern dasselbe weiter fortsetzten, sodass sie nach Verlauf von 3 Wochen eine durchschnittliche Länge von je 28 mm aufzuweisen hatten.

2. Als an Stelle des in vorliegendem Versuche verwendeten Sandes Erde trat, so war auch hier nach Erreichen der Bodenoberfläche seitens der Wurzeln keine Wachsthumshemmung eingetreten. Es bildeten in diesem Versuche, die Anfangs 16 Flachstengel ausmachenden, ihrer Wurzel beraubten *Lemna*-Pflanzen nach Verlauf von 12 Tagen 13 neue Wurzeln mit einer Gesammtlänge von 229 mm.

Medium	Anzahl		Anzahl	Gesammtlänge	Versuchsdauer
	der Flachstengel bei Beginn des Versuches	der neu gebildeten Flachstengel	der neu gebildeten Wurzeln		
Wasser	16	17	14	205 mm	12 Tage
Unter Wasser getauchte Erde . .	16	24	16	287 „	

Zu den beiden vorstehenden Versuchen ist noch zu bemerken, dass die Wurzeln in den Sand gar nicht, in die Erde nur ganz vereinzelt etwas eingedrungen waren. Diese Erscheinung dürfte wohl als eine Folge des Umstandes anzusehen sein, dass beiden Medien,

sowohl Sand wie Erde, dem Eindringen der Wurzeln einen Widerstand entgegensetzen, welchen sie in Anbetracht ihrer grossen Biegsamkeit und des geringen Widerlagers, das ihnen die schwimmenden Flachstengel gewähren, nicht zu überwinden im Stande sind. Im Uebrigen geht aus beiden Versuchen zur Evidenz hervor, dass der Contact mit festen Körpern keine Hemmung im Wurzelwachsthum der *Lemna*-Pflanze hervorruft.

Einen weiteren Beleg für diese Annahme giebt auch noch das Resultat eines in folgender Weise angestellten Versuches: Ueber eine bis nahezu an den Rand mit feuchter Erde gefüllte Krystallisirschale wurde ein Filtrirpapierstreifen horizontal ausgespannt. Diese Krystallisirschale wurde in eine zweite, etwas grössere gestellt und der noch übrig gebliebene Raum mit Wasser gefüllt. Es tauchten so die beiden Enden des über die kleine Schale gespannten Filtrirpapiers in's Wasser ein, was natürlich eine Anfeuchtung der ganzen Fläche desselben zur Folge hatte. Die Entfernung der Oberfläche der Erde von dem Filtrirpapier betrug 3 mm. In letzteres wurden sodann an fünf Stellen Löcher gemacht, die so gross waren, dass auf sie aufgelegte *Lemna*-Pflanzen gerade noch an ihrem Rande von dem Filtrirpapier gehalten wurden. Das Anbringen der Oeffnungen hatte zur Folge, dass vier der gebildeten Wurzeln durch das Filtrirpapier hindurch im freien Raume sich entwickelten, von denen zwei auf die Erde aufstiessen und auf dieser entlang wachsend, im Laufe von 12 Tagen eine Länge von je 18 mm erreichten, wiederum ein Beweis dafür, dass der Contact der Wurzeln mit Erde nicht das Wachsthum hemmt.

Wir können also an der Hand der Ergebnisse aller der auf die Contactfrage bezüglichen Versuche den sicheren Schluss ziehen, dass die Berührung der *Lemna*-Wurzel mit der Erde nicht die Ursache ist jener Hemmung oder besser gesagt, jener Sistirung des Wurzelwachsthums, welche sich ergab, als man Wasserlinsen auf Erde auspflanzte.

Betreffs der Frage, ob die in Erde vor sich gehenden Zersetzungserscheinungen, speciell, ob die bei diesen Vorgängen entstehenden Producte, so namentlich die CO_2, wachsthumshemmend wirken, wurde gut ausgewaschener Sand mit so viel Wasser begossen, als er vermöge seiner wasserfassenden Kraft festzuhalten vermochte. Auf diesen so vorbereiteten Sand, von dem man annehmen konnte, dass in ihm keine Zersetzungserscheinungen vor sich gehen, wurde nun *Lemna minor* ausgepflanzt. Das Resultat war dasselbe,

wie bei dem entsprechenden Versuche, der mit Erde ausgeführt wurde. Es war auch hier das Wachsthum so viel wie ganz sistirt, indem sich nur eine einzige 2 mm lange Wurzel gebildet hatte. Auch hierbei sind die Pflanzen vollkommen lebenskräftig geblieben und zeigten ein ganz normales Wachsthum, als sie wieder auf Wasser ausgepflanzt wurden. Die Zersetzungsvorgänge im Boden mit ihrer Bildung von verschiedenen Substanzen dürften darnach nicht allein die Ursache der starken Wachsthumshemmung sein, welche *Lemna minor* auf Erde erleidet.

Um nun auch zu untersuchen, ob sich der wachsthumshemmende Einfluss bloss auf die Neubildung, nicht aber auch auf das Weiterwachsthum schon angelegter Wurzeln beziehe, wurden in einem weiteren Versuch bereits mit Wurzeln versehene Wasserlinsen in die gewöhnlich feuchte Erde so eingepflanzt, dass deren Wurzeln von der Erde umgeben waren und die Flachstengel auf der Oberfläche derselben auflagen. Eine möglichst innige Berührung der zarten *Lemna*-Würzelchen mit dem Boden wurde, ohne denselben irgendwelchen Schaden zuzufügen, durch vorsichtiges Einschlämmen erreicht, indem einfach eine entsprechend in die Erde gemachte Vertiefung, in welche ein Würzelchen eines Flachstengels hineingelegt war, mit sanftem Wasserstrahl der Spritzflasche zugeschlämmt wurde. Hier das Resultat eines nach diesen Angaben gemachten Versuches, bei dem je vier Flachstengel mit je einer Wurzel einerseits in Erde, andererseits in Wasser ausgepflanzt wurden:

Medium	Gesammtlänge der 4 Wurzeln		Zuwachs aller 4 Wurzeln	Versuchsdauer
	bei Beginn	am Schluss		
	des Versuches			
Wasser	49,5 mm	151 mm	100,5 mm	10 Tage
Erde	54,5 „	60,5 „	6,0 „	

Die Resultate dieses Versuches zeigen, dass die Erde in ganz hervorragendem Grade im Stande ist, eine Hemmung im Wachsthum der *Lemna*-Wurzel herbeizuführen. Denn während im Wasser, als dem natürlichen Medium, ein Zuwachs pro Wurzel von 25 mm erzielt wurde, betrug derjenige der Erde nur $1^1/_2$ mm.

Dass die im Boden vorhandenen Pflanzennährstoffe die in Frage stehende Hemmung des Wurzelwachsthums nicht zur Folge

haben, zeigt ein Versuch, bei dem ich *Lemna minor* in verschiedenen Concentrationen einer Knop'schen Nährlösung wachsen liess, und bei dem sich herausstellte, dass, wenn die Concentration nicht zu gross ist, die Wurzeln ganz normal sich entwickeln. Bei je 16 Flachstengeln betrug die Gesammtlänge der neugebildeten Wurzeln in 12 Tagen:

in Wasser	205 mm
„ Nährlösung ½ ‰	300 „
„ „ 1 ‰	174 „
„ „ 5 ‰	28 „

Bei Durchsicht dieser Zahlen ergiebt sich zunächst in augenfälliger Weise, dass der Einfluss der Concentration der Nährlösung bei *Lemna* sich ganz besonders geltend macht. Eine Concentration von 5 ‰ bewirkt eine bedeutende Hemmung. Im Uebrigen zeigt der Versuch, dass in einer mässig starken Lösung sogar noch ein schnelleres Wachsthum, wie im gewöhnlichen Wasser erfolgt. Da nun jedenfalls in der Bodenflüssigkeit unserer Gartenerde die Nährstoffe nicht in zu grosser Concentration vorliegen. so darf man nach den Resultaten obigen Versuches annehmen, dass die Einwirkung der Nährstoffe nicht als Ursache der Hemmung des Wurzelwachsthums anzusprechen sind. Dies wird noch weiter bestätigt durch den Umstand, dass in destillirtem Wasser in zwei Versuchen je 16 Flachstengel in einem Zeitraum von 12 Tagen zwölf Wurzeln mit einer Gesammtlänge von 102 mm erzeugten.

Die weiteren mit *Lemna minor* angestellten Versuche bezogen sich auf die Frage nach der Wasserversorgung.

Bei der durch die Pflanzenwurzeln zu vollziehenden Wasseraufnahme kommen offenbar zwei einander entgegengesetzt wirkende Kräfte in Betracht. Die eine ist die Flächenattraction der Bodentheilchen dem Wasser gegenüber, die andere die Kraft, mit der die Pflanzenwurzel das Wasser in sich aufnimmt. Vermöge der Adhäsionskraft der Bodenpartikelchen lagert sich das Wasser in Form mehr oder weniger dicker Hüllen um die einzelnen Bodentheilchen herum, so dass die Pflanzenwurzel bei der Wasseraufnahme gezwungen ist, die wasseranziehende Kraft der Bodentheilchen zu überwinden. Dies wird ihr aber nicht schwer fallen, wenn sie eine recht innige Berührung mit den Bodentheilchen eingeht. Letzteres ist bei den mit Wurzelhaaren ausgestatteten Landpflanzen ganz allgemein der Fall. Von der *Lemna minor* wissen wir aber, dass

sie nicht im Besitze von Wurzelhaaren und in Folge dessen auch nicht im Stande ist, mit dem Boden sich innig zu verbinden, zudem ist sie, wie das bei den Wasserpflanzen der Fall zu sein pflegt und wie das auch in einem gleich zu beschreibenden Versuch bewiesen werden wird, nicht befähigt, unter ungünstigeren Verhältnissen den vollen Turgor in den Zellen zu erhalten.

Bei Ausschluss jeglicher Berührung mit Wasser oder feuchter Erde wurde eine Anzahl *Lemna*-Pflanzen lediglich im dampfgesättigten Raume untergebracht. Es wurden zu diesem Zwecke über eine bis nahezu an den Rand gefüllte Krystallisirschale auf $1\frac{1}{2}$ mm Entfernung nebeneinander herlaufend, zwei dünne Fäden ausgespannt und auf diese die ihrer Wurzel beraubten Flachstengel aufgelegt, so dass dieselben etwa 2 mm über der Wasseroberfläche sich befanden. Anfangs behielten sämmtliche Lappen ihr frisches Aussehen, jedoch nach Verlauf von 6 Tagen konnte beobachtet werden, dass dieselben vom Rande aus nach der Mitte zu verwelkten. Von einem Wachsthum war unter diesen Umständen natürlich keine Rede. Unsere Pflanze ist also durch Vermittelung der Wurzel nicht befähigt, selbst im dampfgesättigten Raume, ihren Turgor längere Zeit aufrecht zu erhalten.

Da nun, wie wir wissen, auch concentrirte Salzlösungen in Folge ihrer plasmolytischen Wirkung den Turgor herabzudrücken vermögen, so wurde die Pflanze auch mittelst Salzlösungen auf die Stärke ihres Turgors geprüft. Es wurde zu diesem Zwecke das in Wasser erfolgende Wurzelwachsthum verglichen mit demjenigen in 3 Kalisalpeterlösungen von $\frac{1}{2}$ ‰, 1 ‰ und 5 ‰.

Die Zahl und Gesammtlänge der Wurzeln, welche bei Verwendung von je 16 Flachstengeln in 12 Tagen in den einzelnen Lösungen gebildet wurden, ist folgenden Daten zu entnehmen:

Wasser	= 15	Wurzeln	mit	205 mm	Länge
Kalisalpeterlösung $\frac{1}{2}$ ‰	= 15	„	„	351 „	„
„ 1 ‰	= 15	„	„	176 „	„
„ 5 ‰	= 8	„	„	22 „	„

Es bildet dies einen zahlenmässigen Nachweis für die Thatsache, dass bei einer Concentration, von über 1 ‰ eine ganz bedeutende Hemmung im Wachsthum der Wurzeln eintrat. Die Zuverlässigkeit dieses Resultats wird gestüzt durch die Ergebnisse des in gleicher Weise mit Nährlösung angestellten Versuchs (S. 101), wo auch die Concentration von über 1 ‰ eine grosse Retardation

zur Folge hatte. Wenn wir die starke Hemmung, welche *Lemna minor* in 5 ‰ Kalisalpeter- resp. Knop'scher Nährlösung erleidet, vergleichen mit der Hemmung des Wurzelwachsthums, welche *Vicia faba* (S. 86) unter denselben Umständen zeigt, so sehen wir, dass bei *Lemna minor* eine viel stärkere Retardation im Wachsthum der Wurzel durch die Concentration der Lösung herbeigeführt wird, als bei *Vicia faba*.

Angesichts der Thatsache also, dass *Lemna minor* keine Wurzelhaare besitzt, um vermittelst dieser eine innige Berührung mit dem Boden einzugehen, dass ferner die aus dem Boden durch die Wurzel erfolgende Wasseraufnahme den Turgor einer nur wenig transpirirenden Pflanze zu erhalten vermag, darf man sich nicht wundern, wenn *Lemna minor* auf der Erde kein Wachsthum zeigt. Man kann sich den Vorgang in der Weise denken, dass die *Lemna* mit ihrer Flachstengelunterseite nicht an allen Stellen mit der Erde und damit auch mit dem Wasser in Berührung stand. Der Pflanze wurde es schwer, sich das nöthige Wasser zu verschaffen, die Turgescenz wurde herabgedrückt und das konnte dann die Hemmung im Wachsthum zur Folge haben.

Es wurde nun in einem Versuche besonders darauf geachtet, dass die auf die feuchte Erde ausgelegten Pflänzchen in eine möglichst innige Berührung mit dem Boden kamen, indem auf der betreffenden Auflagestelle jedes gröbere Bodentheilchen beseitigt und überhaupt für eine möglichst feinkörnige Beschaffenheit der Oberfläche dieses Bodens Sorge getragen wurde. Sogar so weit wurde gegangen, dass auch ein Theil der Oberseite der Flachstengel, speciell der Rand derselben, mit ganz feiner Erde überdeckt wurde, um so zu bewirken, dass auf einer möglichst grossen Fläche der Contact mit der Erde hergestellt war. Würde dieser Versuch ein positives Resultat ergeben haben, so hätte man auch mit Sicherheit sagen können, dass die Wachsthumshemmung auf der Erde nichts anderes als eine Folge der schlechten Wasserversorgung sei. Der Erfolg war aber ein negativer, keine einzige Wurzel wurde gebildet, und man konnte nun, wenn anders die schlechte Wasserversorgung Schuld an der Hemmung sein soll, diesem Resultat keine andere Erklärung geben als die, dass auch bei diesem Versuch noch nicht genug für eine vollkommene Berührung der *Lemna*-Pflanze mit dem nassen Boden gesorgt war.

Werfen wir nun weiter in Bezug auf die Wasserversorgungsfrage einen Blick auf schon früher beschriebene Versuche, so

können wir sehen, dass einzelne derselben geeignet waren, eine theilweise Beantwortung vorwürfiger Frage zu geben. Es sei nur an den Versuch erinnert, wo die in Anwendung gebrachte Erde unter Wasser getaucht, also in allen ihren Poren mit Wasser angefüllt war, und wo es sich zeigte, dass die auf ihr ausgepflanzten Lemnen in regelrechter Weise Wurzel bildeten. Bei diesem Versuch konnte die Pflanze in Folge der absoluten Wasserdurchtränkung des Bodens in eine innige Berührung mit dem Wasser treten und so dafür Sorge tragen, dass die zum Wachsthum, also auch zur Bildung von Wurzeln nöthige Turgescenz in den Zellen erhalten wurde. Auch die neu entstandenen Wurzeln kamen sofort in volle Berührung mit dem Wasser, so dass eigentlich hier kein Grund vorlag, welcher das Wachsthum der Pflanzen hätte beeinträchtigen können.

In einem weiteren Versuch wurde auf einen Filtrirpapierstreifen eine ca. 3 mm dicke Lage von feiner Erde aufgestreut und dieser Streifen, wie das auch schon bei verschiedenen anderen Versuchen der Fall war, so über eine zur Hälfte gefüllte Krystallisirschale bogenförmig ausgespannt, dass sein Scheitel auf die Oberfläche des Wassers aufstiess. Um die Erde tragen zu können, wurde dem Filtrirpapier als Unterlage ein entsprechend breiter Streifen Stramin gegeben. Bei dieser Art der Versuchsanstellung wurde erreicht, dass die auf dem Filtrirpapier befindliche Erde mit ihrer Entfernung vom Niveau des Wassers an Feuchtigkeitsgehalt abnahm. An der tiefsten Stelle, also da, wo das Filtrirpapier die Wasseroberfläche berührte, war der Boden ganz und gar mit Wasser durchtränkt, während das im selben Maasse nicht auch an der höchsten Stelle, nämlich in der Nähe des Randes der Krystallisirschale der Fall war. Wurzelmessungen bei den auf diese Erde ausgepflanzten Lemnen ergaben folgende Resultate:

Medium	Anzahl der Flachstengel bei Beginn des Versuches	Zahl	Gesammtlänge	Versuchsdauer
		der neu gebildeten Wurzeln		
Ganz nasse Erde (tiefste Stelle)	8	5	69 mm	15 Tage
Etwas weniger nasse Erde (halbe Höhe)	8	4	53 „	
Noch weniger nasse Erde (höchste Stelle)	8	4	65 „	

Man könnte nun nach dem Ergebniss vorliegenden Versuches, welcher zeigt, dass trotz der Verschiedenheiten im Feuchtigkeitsgehalt des Bodens kein wesentlicher Unterschied in den gebildeten Wurzeln bestand, versucht sein zu glauben, dass dem Wasser nicht die Bedeutung zugesprochen werden kann, welche es an anderer Stelle zu haben schien. Jedoch in diesem Versuch hat der Feuchtigkeitsgehalt des Bodens jedenfalls nicht in denjenigen Grenzen geschwankt, in denen Feuchtigkeits halber im einen Fall noch ein Wachsthum möglich, im anderen dagegen ausgeschlossen ist. Offenbar war in Folge der ständigen Wasserzufuhr seitens des dieser Erde als Unterlage dienenden Filtrirpapieres, selbst an der höchsten Stelle, für eine so reichliche Menge Wassers Sorge getragen, dass dasselbe zur regelrechten Wurzelbildung ausreichte. Wenn wir uns vergegenwärtigen, dass die im vorliegenden Versuche in Anwendung gebrachte Erde sich von derjenigen des auf S. 92 u. 93 beschriebenen, auf welcher soviel wie kein Wachsthum erfolgte, nur in Bezug auf ihren Feuchtigkeitsgehalt unterscheidet, so können wir wohl keinen anderen Schluss ziehen als den, dass es eben das Wasser war, welches auf dem feuchteren Boden die Bildung von Wurzeln veranlasste.

Art der Auflage	Anzahl der Flachstengel bei Beginn des Versuches	Zahl	Gesammtlänge	Versuchsdauer
		der neu gebildeten Wurzeln		
Gewöhnl. Auflage auf durchnässter Erde	16	13	224 mm	12 Tage
Inverse und halb inverse Auflage auf demselben Boden	16	12	107 „	
Gewöhnl. Auflage auf Wasser	16	16	205 „	

Jedoch ein Umstand lässt vermuthen, dass nicht die innige Berührung mit dem Wasser als alleinige conditio sine qua non für das Wurzelwachsthum unserer *Lemna*-Pflanze hingestellt werden darf. Legt man nämlich diese Pflanze nicht mit der Unter-, sondern mit der Oberseite auf's Wasser bezw. auf die stark durchnässte Erde, so werden Wurzeln in die freie Luft hinein gebildet. Ja sogar dann ist dies der Fall, wenn *Lemna minor* nur mit der Kante eines Flachstengels ganz seicht in die genügend feuchte

Erde hineingesteckt wird. In diesem letzteren Falle ist doch offenbar die Pflanze nur an wenigen Punkten mit dem Boden in Berührung und trotzdem findet eine Wurzelbildung statt. Vorstehende Zahlen (s. Tabelle S. 105) mögen vorstehende Angaben bestätigen.

Wie man sieht, betrug die Gesammtlänge der gebildeten Wurzeln bei inverser und halb inverser Auflage ungefähr die Hälfte von derjenigen bei regelrechter Lage. Der Versuch zeigt also, dass eine absolute Berührung der Wurzeln mit dem Wasser nicht erforderlich ist, um ein Wachsthum derselben von Statten gehen zu lassen.

Ebenso wie es nicht nöthig ist, dass die Wurzeln mit dem Wasser in unmittelbare Berührung treten, ist es nach einem anderen Versuch auch kein unbedingtes Erforderniss, dass die Flachstengel mit demselben in directer Verbindung stehen, um schon angelegte Wurzeln sich verlängern zu lassen, wenn nur diese letzteren vom Wasser umgeben sind. Setzt man nämlich *Lemna*-Pflanzen, die schon Wurzeln von einiger Länge gebildet haben, in derselben Weise wie in dem auf S. 102 beschriebenen Versuch auf zwei ausgespannte Fäden über eine Wasseroberfläche, so dass nur die Wurzeln mit dem Wasser in Verbindung stehen, so erfolgt nichtsdestoweniger ein ganz normales Weiterwachsen der schon angelegten Wurzeln. Eine Neubildung von Wurzeln tritt allerdings bei den so aufgehängten Pflanzen nicht ein, was jedoch stattfindet bei mit Wurzel versehenen Pflanzen, die auf Wasser aufgesetzt werden.

Hierzu einige Versuchszahlen:

Art der Auflage	Anzahl der		Gesammtlänge der Wurzeln	Gesammtzuwachs der bei Beginn des Versuches vorhandenen Wurzeln	Anzahl	Gesammtlänge	Versuchsdauer
	Flachstengel	Wurzeln					
	bei Beginn des Versuches				der neu gebildeten Wurzeln		
2 mm über Wasser aufgehangen . .	7	4	76 mm	117 mm	—	—	10 Tage
direct auf Wasser .	5	4	49,5 „	101,5 „	5	64 mm	

Wenn nun auch die Ergebnisse dieses und des vorhergehenden Versuches, auf deren nähere Erklärung nicht weiter eingegangen wurde, die Wasserversorgungsfrage noch nicht als definitiv erledigt ansehen lassen, so ist doch angesichts der Resultate der anderen Experimente mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass

die Hemmung bezw. Sistirung des Wurzelwachsthums von *Lemna minor*, wie sie auf der Erde stattfindet, in allererster Linie darauf zurückzuführen ist, dass fragliche Pflanze auf Grund ihrer ganzen Organisation nicht die Fähigkeit hat, unter diesen Verhältnissen das nöthige Wasser sich zu verschaffen.

Aus den Ergebnissen aller mit *Lemna minor* angestellten Versuche kann geschlossen werden, dass ebenso wie bei den Landpflanzen auch bei unserer Wasserpflanze die Verschiedenheiten im Wurzellängenwachsthum in Erde und Wasser nicht als eine Specialwirkung des einen oder anderen, die beiden Medien von einander unterscheidenden Factors aufzufassen ist.

Die in dieser Arbeit mit *Lemna minor* angestellten Versuche haben sich in den allermeisten Fällen auch auf *Azolla filiculoides* erstreckt und es haben sich auch hier analoge Wirkungen des Mediums gezeigt. Auch die in Wasser untergetaucht wachsende *Lemna trisulca*, welche hie und da mit in die Versuche hereingezogen wurde, bestätigte nur die mit *Lemna minor* erzielten Resultate; von anderen ansehnlicheren Wasserpflanzen kam am Schlusse vorstehender Untersuchungen *Hydrocharis morsus ranae* in Betracht, um an dieser Pflanze wenigstens den einen experimentellen Nachweis zu liefern, dass die Wasserpflanzen in Bezug auf das Verhalten des Längenwachsthums ihrer Wurzeln den Landpflanzen gerade gegenüberstehen. Wie auch Perseke[1]) beobachtete, lässt sich der Froschbiss in Erde von gewöhnlicher Feuchtigkeit nicht lange lebensfähig erhalten. In einem Versuch, durch welchen ich das Wachsthum der Wurzeln dieser Pflanze in Erde mit demjenigen in Wasser vergleichen wollte, ging die Pflanze nach Verlauf von 5 Tagen zu Grunde. Das Absterben hatte darin seinen Grund, dass die Schwimmblätter nicht auf Wasser auflagen. Die Pflanze fiel nämlich auch dann dem Tode anheim, als sie auf Wasser so ausgepflanzt wurde, dass die Blätter nicht auf der Oberfläche desselben auflagen, sondern frei in die Luft ragten.

Um nun aber trotzdem einen Vergleich zwischen dem Wachsthum der Wurzeln von *Hydrocharis morsus ranae* in Wasser und Erde anstellen zu können, wurde Erde in einem Glasgefäss mit soviel Wasser übergossen, dass dasselbe mit seiner Oberfläche noch ca. 3 cm über derjenigen der Erde sich befand. Es wurde auf diese Weise zu Stande gebracht, dass der Froschbiss mit seinem

1) l. c., p. 45.

Sprosssystem wohl im Wasser sich befand, insbesondere seine Blätter auf dem Wasser schwimmen konnten, dass aber die sich bildenden Wurzeln bald nach ihrem Erscheinen in die Erde eindringen oder auf der Oberfläche der Erde entlang wachsen mussten. Der Vollständigkeit halber wurde als drittes Medium auch noch Sand unter denselben Bedingungen, wie oben Erde, in die Versuchsreihe eingestellt, sodass also im Ganzen Wasser, Erde und Sand in Bezug auf ihren Einfluss auf das Längenwachsthum der Wurzeln von *Hydrocharis morsus ranae* vergleichend zu beobachten waren. Alle drei Medien wurden in etwa 4 Liter fassende Glascylinder, welche zwecks Abhaltung des Lichtes mit schwarzem Papier umwickelt waren, gegeben und dann jeder Cylinder mit je sieben gleichstark entwickelten, vollständig ihrer Wurzeln beraubten Froschbisspflänzchen versehen. Ueber jeden einzelnen Cylinder wurde eine Glasglocke gestülpt, derart, dass die Communication mit der Aussenwelt aufrecht erhalten blieb.

Das Wachsthum des Sprosssystems war in allen drei Fällen ein sehr üppiges. Während anfangs die Schwimmblätter nur einen kleinen Theil der Wasseroberfläche in dem Cylinder einnahmen, lagen dieselben am Schlusse des Versuches, die ganze Oberfläche bedeckend, theilweise sogar doppelt übereinander. In Bezug auf das Wurzelwachsthum dagegen konnten ganz erhebliche Unterschiede zwischen Erde und Sand einerseits und Wasser andererseits constatirt werden, wie nachstehende Tabelle zeigt:

Medium	Zahl der Pflanzen	Zahl	Gesammtlänge	Versuchsdauer
		der neu gebildeten Wurzeln		
Wasser	7	35	385,3 cm	18 Tage
Erde	7	23	71,4 „	
Sand	7	23	122,8 „	

Aus dem über der Erde stehenden Wasser sind von den gebildeten Froschbisswurzeln acht ein Stück weit in die Erde eingedrungen, es betrug nämlich die Gesammtlänge der eingewachsenen Wurzeltheile 19,2 cm. Bei Sand dagegen konnte dies nicht beobachtet werden, was wohl lediglich auf mechanische Ursachen zurückzuführen sein dürfte. Der kleine Unterschied zwischen den Gesammtlängen der in Sand und Erde neugebildeten Wurzeln erklärt sich daraus,

dass die Wasserschicht über dem Sand reichlich 1 cm mächtiger war als über der Erde, in Folge dessen die Wurzeln in dem Sandgefäss vor dem Aufstossen länger im Wasser wachsen konnten. Im Uebrigen aber lässt sich bei Betrachtung obiger Zahlen ohne Weiteres erkennen, dass die bei *Lemna minor* in Erde in so augenfälliger Weise beobachtete Hemmung des Wurzelwachsthums auch bei *Hydrocharis morsus ranae* zu constatiren ist.

IV. Einfluss von Schlamm auf das Längenwachsthum der Wurzel von Landpflanzen, insbesondere von *Vicia faba*.

Handelte es sich in den beiden vorhergehenden Capiteln um einen Vergleich zwischen Erde und Wasser in ihrem Einfluss auf das Wurzelwachsthum der Land- und Wasserpflanzen, so soll mehr ergänzungsweise in diesem Abschnitte noch einiges mitgetheilt werden über den Einfluss, welchen allzunasse Erde vornehmlich auf das Wurzelwachsthum von *Vicia faba* ausübt.

Der Anstoss zu nachstehenden Betrachtungen wurde durch einen mit *Vicia faba* und *Lupinus albus* angestellten Versuch gegeben, bei dem sich herausstellte, dass wenn Keimlinge dieser Pflanzen in ganz mit Wasser durchtränkte, in einem Glasgefäss befindliche Erde ausgesetzt werden, deren Wurzeln nach kurzer Zeit vollständig absterben. Es ist das Ergebniss dieses Versuches in Einklang zu bringen mit der Thatsache, dass in nassen Jahrgängen vornehmlich die einen trockenen Standort liebenden Kulturpflanzen nicht recht gedeihen wollen, an ihren Wurzeln faulen und wenn die Nässe gar zu lange andauert, schliesslich ganz zu Grunde gehen. Der Laie erklärt sich diese Erscheinung einfach damit, dass er sagt: Die Pflanze stirbt ab, weil es ihr zu nass ist, gerade so wie ein Landthier nicht leben kann, wenn es längere Zeit unter Wasser getaucht wird. Dass nun aber das im Boden in zu grosser Menge vorhandene Wasser als solches nicht die Ursache des Absterbens der Landpflanzen sein kann, das geht aus einer Reihe in dieser Arbeit beschriebenen Versuche hervor, in denen, wie bekannt, festgestellt werden konnte, dass, von der Retardation abgesehen, die Wurzeln in reinem Wasser ohne jegliches krankhaftes Aussehen sich entwickelten. Auch die Thatsache, dass Trockenlandpflanzen gar wohl im Stande sind, ihren ganzen Entwickelungscyclus in wässerigen Lösungen zum Abschluss zu bringen, sagt uns, dass das Wasser

als solches nicht die Ursache des Absterbens der in durchnässter Erde kultivirten Landpflanzen sein kann.

Wissen wir nun, dass die Trockenlandpflanzen einerseits in Erde, andererseits in Wasser ohne abzusterben sich entwickeln, dagegen nicht zur weiteren Entwickelung gelangen, wenn diese beiden Medien vereinigt, in einem abnormalen Mischungsverhältniss, also in Gestalt von Schlamm, den Landpflanzen als Medium zur Verfügung gestellt werden, so folgt daraus von selbst, dass ein so beschaffenes Medium in seinen Eigenschaften neue specifische Wirkungen ausübt. Diesbezügliche Untersuchungen Anderer haben ergeben, dass in einem mässig feuchten Boden, in deren Poren ungehindert die Luft circuliren kann, die sich abspielenden Zersetzungsvorgänge ganz anderer Art sind, als in einem solchen Boden, der ganz und gar von Wasser durchsetzt ist [1]). Während man es im ersteren Falle vorwiegend mit Oxydationsprocessen unter schliesslicher Bildung von Kohlensäure, Wasser, Ammoniak resp. Salpetersäure zu thun hat, finden in dem durchnässten — humushaltigen — Boden, in welchen die Luft nur wenig oder gar nicht eintreten kann, Reductionsprocesse statt, bei denen neben gasförmigen Stoffen, wie Kohlensäure, Sumpfgas, Wasserstoff, Schwefelwasserstoff, Stickoxydul, freier Stickstoff, dagegen in grösserer Menge neben eigenthümlichen N-freien, verschiedene N-haltige Verbindungen, so Leucin, Tyrosin, Indol, Skadol, primäre Amine, Amidosäure etc., sowie Ammoniak, vielleicht auch Nitrite und ausserdem flüchtige Fettsäuren (Ameisensäure, Buttersäure, Essigsäure, Propionsäure, Valeriansäure) unter Mitwirkung verschiedener Bakterien gebildet werden. Durch den Lebensprocess der Bakterien wird insbesondere auch der in dem Boden vorhandene Sauerstoff verbraucht.

Es liegt nun nichts näher als die Annahme, dass das Absterben unserer Pflanzen im Schlamme folgenden zwei Momenten zuzuschreiben sei:

1. Dem Mangel an Sauerstoff in Folge Verbrauches des im Schlammwasser gelösten Vorrathes für die Umsetzungsvorgänge,
2. der Anwesenheit schädlicher Fäulnissproducte.

Man könnte nun etwa die Trockenlandpflanzen für befähigt halten, den Ausfall der unterirdischen Sauerstoffzufuhr durch aus-

1) Wollny, Die Zersetzung der organischen Stoffe und die Humusbildungen, 1896, p. 2 ff. und 8 ff.

schliessliche Zuleitung mittelst des Sprosssystems auszugleichen. Um die Pflanzen auf diese Fähigkeit zu prüfen und damit gleichzeitig einen Beitrag zu der Lösung der Frage nach der Sauerstoffversorgung zu geben, wurde eine Anzahl Keimlinge künstlich unter solche Verhältnisse zu bringen gesucht, dass die Wurzeln bei Abwesenheit jeglicher Fäulnissproducte in einem sauerstofffreien Boden, die Kotyledonen mit dem jungen Spross dagegen in gewöhnlicher Atmosphäre sich befanden. Zu dem Behufe wurde ein cylindrisches Glasgefäss, welches nicht ganz mit gewöhnlicher Gartenerde gefüllt war, mit einem mehrfach durchbohrten Korke so verschlossen, dass derselbe der Erde aufsass und zwischen Glasgefässrand und Korkoberseite noch ein kleiner Raum frei war. Ein bis auf den Boden des Gefässes reichendes Glasrohr, welches durch eine der Oeffnungen des Korkes gesteckt war, war mit dem Wasserstoffentwickelungsapparat durch einen Gummischlauch in Verbindung gesetzt. Ueber das äussere Ende eines zweiten, nur wenig in die Erde hineinragenden Glasrohrs war ein Gummischlauch, welcher unter Wasser mündete, hergezogen. Durch jede der übrigen Oeffnungen des Stopfens war je eine Keimpflanze mit ihrer Wurzel nach entsprechender Vorbohruug in die Erde versenkt so weit, dass die Kotyledonen gerade auf dem Korke aufsassen. Mittelst Watte wurde den Pflänzlingen in den Korköffnungen der nöthige Halt gegeben. Zwecks dichten Abschlusses der Erde von der atmosphärischen Luft wurde sodann der leere Raum oberhalb des Korkes mit flüssiger, mässig warmer Cacaobutter ausgegossen. Da diese die Eigenschaft hat, schon bei einer sehr niederen Temperatur flüssig zu sein und selbst im festen Zustande eine ziemlich nachgiebige Beschaffenheit zu haben, so konnte man gewiss sein, dass durch sie kein schädlicher Druck auf die Pflanzenstengel ausgeübt wurde. Dann wurde die Luft durch Durchleiten von Wasserstoff verdrängt, so dass die Wurzeln aus der Erde keinen Sauerstoff beziehen konnten. Es wurde dieser Versuch mit *Vicia faba* und *Helianthus annuus* angestellt. Die Resultate gestalteten sich folgendermassen (s. Tabelle S. 112).

Aus diesen Zahlen erhellt, dass bei beiden Pflanzen in der Erde, welcher durch den Wasserstoffstrom jeglicher freie Sauerstoff entzogen wurde, eine ganz enorme Retardation im Wurzelwachsthum eintrat. Das geringe Wachsthum, welches die Wurzeln noch zu erkennen gaben, hat jedenfalls in der ersten Zeit des Versuches, wo noch nicht aller Sauerstoff durch den Wasserstoff verdrängt war,

stattgefunden. Zwei *Helianthus*-Wurzeln waren bei Abschluss des Versuches ganz abgestorben, die übrigen Wurzeln beider Pflanzenarten zeigten schon schwarze Flecke. Die Sprosse dagegen blieben bei beiden Pflanzen gesund und entwickelten sich, wenn auch nicht ganz, so doch annähernd in derselben üppigen Weise, wie die Sprosse derjenigen Keimpflanzen, welche zum Vergleich in gewöhnlicher Erde gezogen wurden. Man kann also nach den Ergebnissen dieses Versuches annehmen, dass unsere Versuchspflanzen nicht im Stande sind, den zu ihrem Wachsthum nothwendigen Sauerstoff vermittelst des Sprosssystems von oben her sich zu verschaffen. Wenn daher im Schlamme kein freier Sauerstoff vorhanden ist, so kann dieser Umstand gar wohl die Ursache des in diesem Medium erfolgenden Absterbens der Wurzeln von Landpflanzen sein.

Medium	Wurzelzuwachs pro Pflanze und Tag in mm (Mittel aus je 4 Keimlingen)		Versuchsdauer	Temperatur
	Helianthus annuus	*Vicia faba*		
Erde mit gewöhnlicher Luft . . .	27,3	30,6	$3^1/_6$ Tag	20° C.
Erde, durch welche Wasserstoff geleitet wurde	5,7	3,3		

Da nun weiter oben hervorgehoben wurde, dass Mangel an Sauerstoff und Gegenwart pflanzenschädlicher Produkte als die Todesursache unserer im Schlamm befindlichen Wurzeln angesehen werden müssen, so muss umgekehrt ein Wachsthum der Wurzeln eintreten, sobald man dafür Sorge trägt, dass einerseits ein Zufluss von Sauerstoff, andererseits eine Beseitigung der gebildeten Fäulnissproducte von Statten geht. Auf folgende Weise ist das zunächst zu erreichen gesucht worden. Es wurde wiederum das schon mehrfach erwähnte mit Erde gefüllte Straminkästchen (S. 97) in derselben Weise wie früher in einem Bassin unter Wasser getaucht und in die auf diese Weise ganz mit Wasser durchtränkte Erde, die Keimpflanzen so eingesetzt, dass nur deren Wurzeln, nicht aber ihre Kotyledonen in der Schlammerde sich befanden. Wie schon oben hervorgehoben, (S. 97), konnte in Folge des Umstandes, dass die Erde nur in ganz dünner Schicht vorlag und diese nur durch Stramin von dem

Wasser getrennt war, ein Austausch zwischen dieser Erde und dem Wasser im Bassin stattfinden in dem Sinne, dass die Fäulnissproducte aus der Erde auf das ganze Wasser sich vertheilten und der Sauerstoff des Wassers den Pflanzenwurzeln zu gute kam.

Hier die Resultate dieses Versuches:

Medium	Wurzelzuwachs pro Pflanze und Tag. (Mittel aus je 4 Pflanzen)		Versuchs-dauer	Temperatur
	Lupinus albus	*Vicia faba*		
Gewöhnl. Erde . .	25,3	24,7	5 Tage	16—18° C.
Wasser	22,4	21,2		
Erde unter Wasser .	9,3	12,6		

Ein Absterben der Wurzeln im Schlamme hat diesmal nicht stattgefunden. Es hatte sogar dieses Verfahren zur Folge, dass diesmal ein erheblicher Zuwachs festgestellt werden konnte. Jedoch ist bei einer Gegenüberstellung der Zuwachsgrössen, wie sie in Erde und Wasser einerseits und im Schlamme von obiger Beschaffenheit andererseits erfolgen, immer noch eine nicht geringe Differenz zu Ungunsten des Schlammes zu constatiren. Es mag dieser Umstand damit erklärbar sein, dass das Wasser im Bassin, welches nicht erneuert wurde, nicht ganz im Stande war, alle die gebildeten Fäulnissproducte zu beseitigen und soviel Sauerstoff zuzuführen, dass nach Abzug derjenigen Menge, welche durch die Thätigkeit der im Schlamme lebenden Bakterien in Anspruch genommen war, noch genügende Mengen dieses Gases den Pflanzenwurzeln zur Verfügung standen. Es wurde daher in einem ferneren Versuche für eine gründliche Erneuerung des die Schlammerde umspülenden Wassers Sorge getragen, indem letzteres von der Wasserleitung aus in continuirlichem Strome ersetzt wurde. Um dasselbe mit den anderen Vergleichsmedien auf gleiche (Zimmer-) Temperatur zu bringen, wurde in die Zuleitung ein Vorwärmer eingeschaltet. Nachdem diese Abänderungen getroffen waren, stellte sich das Resultat für *Vicia faba* in der folgenden Weise dar (s. Tabelle S. 114).

Wie man sieht, besteht jetzt nur noch ein ganz geringer Unterschied zwischen dem Längenwachsthum in Erde und demjenigen in Schlamm. Es ist dies jedenfalls ein Beweis für die Thatsache, dass in dem Schlamme aus den oben angegebenen Gründen (Sauer-

stoffmangel und Anwesenheit verschiedener Fäulnissproducte) das Absterben der Wurzeln von *Vicia faba* und *Lupinus albus* erfolgte. Ob hier nur einer der beiden Factoren im Spiele war, oder ob beide sich zu der besagten Wirkung vereinigten, geht freilich aus den Untersuchungen nicht hervor. Säuren sind es wahrscheinlich nicht, welche schädigend wirken, weil das Absterben der Wurzeln auch dann beobachtet werden kann, wenn man durch Zusatz einer entsprechenden Menge von Schlämmkreide zu dem Schlamme eine Neutralisation derselben vornimmt. Wenn die Fäulnissproducte wachsthumsschädigend auftreten, so muss sich diese Wirkung auch nur auf die Wurzeln der Trockenlandpflanzen erstrecken, da bekanntlich die Sumpfpflanzen gar wohl im Stande sind, mit ihren Wurzeln im Schlamme zu leben. Die Abwesenheit des Sauerstoffs schadet den Wurzeln der Schlammpflanzen insofern nicht, als diese Gewächse unter allen Umständen mit der Fähigkeit begabt sein müssen, den zum Wurzelwachsthum nöthigen Sauerstoff durch Leitung im Innern der Gewebe von oberirdischen Theilen aus sich zu verschaffen. Daraufhin deuten auch die im Innern dieser Pflanzen vorhandenen, mit Luft gefüllten grossen Intercellularräume.

Medium	Wurzelzuwachs pro Pflanze und Tag in mm (Mittel aus je 5 Keimlingen)	Versuchs-dauer	Temperatur
Erde	24,7	5 Tage	16—18° C.
Wasser	22,0		
Erde unter Wasser . .	19,0		

Zu den Fragen, ob im Schlamme ein wirklicher für das Pflanzenwachsthum in Betracht kommender Sauerstoffmangel besteht und ob es Schlammpflanzen giebt, welche von oben her nach der Tiefe den Sauerstoff zu leiten vermögen, giebt folgender Versuch einigen Aufschluss:

Es wurden einerseits in gewöhnlich feuchte Gartenerde, andererseits in Schlamm von *Acorus Calamus* je zwei 5 cm lange, ihrer Wurzeln beraubte Rhizomstücke, von denen je eines mit einem oberirdischen Trieb versehen war, so ausgepflanzt, dass die Rhizome ganz von den betreffenden Medien bedeckt waren. Nach Verlauf von 3 Wochen zeigte sich, dass die mit einem oberirdischen Spross versehenen Rhizome in dem Schlamme drei Wurzeln mit einer Ge-

sammtlänge von 290 mm, in der gewöhnlichen Erde dagegen nur eine einzige 35 mm lange Wurzel gebildet hatten. An den beiden anderen Rhizomfragmenten ohne oberirdische Sprosse zeigte sich bei dem im Schlamm ausgepflanzten Exemplar gar kein Wachsthum, wogegen dasjenige in der Erde einen 1½ cm langen Trieb zur Ausbildung brachte.

Wir können diesem Versuch dreierlei entnehmen:

1. In dem Schlamme war wenig oder gar kein freier Sauerstoff vorhanden, denn sonst hätte in ihm das Rhizomstück ohne oberirdischen Trieb austreiben müssen. Es war ja mit Ausnahme des Factors Sauerstoff für alle Wachsthumsbedingungen, die sonst für *Acorus Calamus* in Betracht kommen können, Sorge getragen. In der mässig feuchten Erde, in welcher Luft circuliren konnte, war daher ein Wachsthum, wenn auch nur in Bezug auf den Spross, zu constatiren gewesen.
2. Es findet eine Sauerstoffleitung vermittelst der oberirdischen Sprosstheile nach dem Rhizom bezw. den neugebildeten Wurzeln statt. Würde das nicht der Fall gewesen sein, so hätte auch bei dem im Medium vorliegenden Sauerstoffmangel kein Wurzelwachsthum verwirklicht sein können.
3. Auch bei *Acorus Calamus*, also einer Schlammpflanze, bestehen Unterschiede im Wurzellängenwachsthum, wenn diese Pflanze in verschiedenen Medien gezogen wird. Wiederum ist hier zu Ungunsten des aussergewöhnlichen Mediums die schon oft erwähnte Retardation im Längenwachsthum der Wurzeln zu verzeichnen.

V. Zusammenfassung.

Die Ergebnisse der vorstehend beschriebenen Untersuchungen lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Die beobachteten Landpflanzen, *Vicia faba*, *Lupinus albus*, *Helianthus annuus*, *Cucurbita pepo*, erfahren in dem Längenwachsthum ihrer Hauptwurzeln eine Retardation, wenn sie in Wasser kultivirt werden; während umgekehrt die Wasserpflanzen, *Lemna minor* und *trisulca*, *Azolla filiculoides* und *Hydrocharis morsus ranae* in einem normal durchfeuchteten

Gartenboden beinahe gar kein Wurzelwachsthum zeigen. Sie verhalten sich also gerade umgekehrt.

2. Sowohl bei den Landpflanzen als auch bei den Wasserpflanzen ist dieser Unterschied im Längenwachsthum ihrer Wurzeln in Wasser und Erde nicht eine Folge der Verschiedengradigkeit des Sauerstoffgehaltes dieser beiden Medien. Auch der Umstand, dass die Wurzel bei ihrem Wachsthum in Erde, nicht aber in Wasser, fortgesetzt an feste Körper stösst und dass in der Bodenflüssigkeit reichlichere Nährstoffe gelöst sind, ist nicht die Ursache der fraglichen Differenzen.
3. Der geringere Widerstand im Wasser bedingt nicht, dass die Wurzeln der Landpflanzen im Wasser langsamer wachsen.
4. Die fast vollständige Hemmung des Wurzelwachsthums von *Lemna minor*, wenn diese Pflanze auf Erde ausgesetzt ist, scheint darauf zurückzuführen zu sein, dass diese Pflanze unter solchen Umständen nicht die Fähigkeit hat, das an und zwischen den Bodentheilchen vorhandene Wasser in genügender Menge an sich zu reissen. Erst dann, wenn der Boden mit Wasser übersättigt, also der Pflanze Gelegenheit gegeben ist, auch auf dem Boden in innige Berührung mit dem Wasser zu treten, werden Wurzeln gebildet.
5. Im Schlamme sterben die Wurzeln der Landpflanzen (*Vicia faba*, *Lupinus albus*) ab, was entweder durch die Abwesenheit des freien Sauerstoffs oder durch die Anwesenheit verschiedener Fäulnissproducte bedingt ist, oder durch das Zusammenwirken dieser Factoren verursacht wird.
6. Während bei Sumpfflanzen eine genügende Menge von Sauerstoff von den in die Luft ragenden Theilen zu den Wurzeln geleitet werden kann, sind die Landpflanzen nicht befähigt, auf solche Weise die Wurzeln genügend mit Sauerstoff zu versorgen.

Zum Schlusse erfülle ich die angenehme Pflicht, Herrn Geh. Hofrath Professor Dr. Pfeffer für die freundliche und wohlwollende Unterstützung bei der vorliegenden Arbeit den herzlichsten Dank auszusprechen.

Leipzig. Botanisches Institut.

Zur näheren Kenntniss der Stärkekörner.

Von

J. H. Salter.

Mit Tafel I und II.

I. Einleitung.

Die Forschungen, über deren Ergebnisse ich in dieser Schrift berichten möchte, wurden im Botanischen Institut in Bonn ausgeführt. Ich schrieb den Text erst, nachdem ich Bonn verlassen hatte, nieder. Meine Untersuchungen zeigten alsbald, dass trotz der vielen Zeit und Mühe, die bereits dem Studium der Stärkekörner gewidmet worden ist, von der Anwendung neuerer Methoden beim Fixiren, Schneiden und Tingiren stärkeenthaltender Gewebe neue Resultate noch zu erwarten seien. Das Erscheinen von Arthur Meyer's Werk[1]), das neben des Autors eigenen Ansichten auch eine Uebersicht der Theorien enthält, die von dessen Vorgängern aufgestellt wurden, gewährte eine günstige Gelegenheit, sich über den gegenwärtigen Stand der Dinge zu orientiren.

Meyer's Abhandlung hat mir bei meinen Forschungen als Grundlage gedient.

Die Fragen, denen ich besondere Aufmerksamkeit zugewandt habe, können in folgender Reihe aufgezählt werden:

1. Wird die Substanz der Plastide nach und nach in erkennbaren Uebergangsstufen in Stärke verwandelt, entsprechend etwa der Ansicht, dass Stärke ein Spaltungsproduct von Protoplasma ist, oder wird sie von der Plastide ausgeschieden als etwas von vornherein Verschiedenes?
2. Fährt der Chloroplast oder Leukoplast fort, wie Meyer behauptet, das Stärkekorn während der ganzen Dauer seines

1) Arthur Meyer, Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena 1895.

Daseins zu umhüllen, obgleich er oft zu einem blossen Häutchen verdünnt ist?

3. In welcher Verwandtschaft steht die Schichtung des Stärkekornes zu seiner Bildungsweise?

II. Methoden.

1. Fixirung.

Der Hauptzweck beim Fixiren war natürlich, die stärkebildenden Körperchen (Chloroplasten oder Leukoplasten) in solcher Weise zu erhalten, dass sie die Beziehungen zeigen, die sie normal zu den Stärkekörnern haben. Ungefähr ein Dutzend verschiedener Fixirungsflüssigkeiten wurde versucht. Mehrere von diesen habe ich aber nicht weiter geprüft, da sich zeigte, dass sie keine Vortheile im Vergleich zu Flemming's Gemisch bieten, an das ich mich dann schliesslich hielt.

Sublimatalkohol und Pikrinalkohol ergaben ebenfalls vortreffliche Resultate, wenn Säurefuchsin als Färbungsmittel der Schnitte folgte. Eine concentrirte Lösung von Sublimat in Alkohol lässt sich, Altmann's Empfehlung gemäss, herstellen, indem man 5 g Sublimat in 100 ccm absolutem Alkohol auflöst. Anstatt dessen kann eine concentrirte Lösung von Pikrinsäure gebraucht werden, oder, wie Zimmermann[1]) vorschlägt, eine Verbindung der beiden, nämlich eine gesättigte Lösung von Pikrinsäure und Sublimat in Alkohol. Da es möglich schien, dass einige der Fixirungsflüssigkeiten chemisch auf die Stärkekörner einwirken, wurden die Resultate mittelst eines Materials, das mit Alkohol fixirt worden war, nachgeprüft.

Nachdem das Material aus der Fixirungsflüssigkeit entfernt worden war, wurde es gewaschen, indem man es einige Stunden in fliessendem Wasser liegen liess, ausgenommen nach Pikrinfixirungsflüssigkeiten, nach welchen dasselbe sogleich mit Alkohol allmählich steigender Concentration behandelt wurde. Das entwässerte Material wurde durch Chloroform in Paraffin von 45° C. Schmelzpunkt übergeführt, und daraus zum Einbetten in Paraffin von 52° C. Schmelzpunkt gebracht. Das eingebettete Material habe ich mit

---

1) Zimmermann, Die botanische Mikrotechnik, Tübingen 1892, p. 197.

einem Jung'schen Mikrotom in Schnitte von meist 5 μ Dicke zerlegt, und diese Schnitte endlich nach vollzogener Färbung in Canada-Balsam eingeschlossen.

2. Färbung.

Die Färbung wurde in allen Fällen auf dem Objectträger ausgeführt.

a) Färbung der Plastide.

Dieses ist von höchster Wichtigkeit in allen Fällen, wo man die Beziehungen der Plastide zum Stärkekorn zu untersuchen wünscht. Säurefuchsin und Eisenhämatoxylin ergaben bei Weitem die besten Resultate, besonders bei Material, das mittelst Sublimat fixirt worden war. Die Färbung mit Säurefuchsin geschah nach Altmann's Methode (20 g Säurefuchsin in 100 ccm Anilinwasser). Ich habe auch einfach wässerige Lösungen verschiedener Stärke gebraucht. In günstigen Fällen waren die Plastiden stark gefärbt, die Stärkekörner farblos. Heidenhain's Eisenhämatoxylin ergab gleich gute Präparate. Dem Auswaschen in Eisensalzsolution kann Einhalt gethan werden, sobald der gewünschte Grad von Färbung erreicht ist.

b) Färbung der Stärkekörner.

Dieselbe wird vorgenommen, um die Structur der Körner erkennbar zu machen, indem man eine Farbe, welche die verschiedenen Schichten von einander unterscheidet, gebraucht. Methyl-Violett oder Gentiana-Violett — ich gebrauchte wässerige Lösungen — färben die Stärkekörner, sodass die Schichtung ziemlich gut erkennbar wird; aber die Wirkung wird viel besser, wenn nach dem Spülen des Objectträgers die Schnitte einige Secunden lang mit ziemlich concentrirter wässeriger Lösung von Orange G behandelt werden. In den meisten Fällen theilt das Orange den Körnern nichts von seiner Farbe mit. Säurefuchsin färbt nicht nur die Plastide, sondern macht manchmal auch die Schichtung ziemlich deutlich; es steht jedoch in dieser Hinsicht dem Eisenhämatoxylin weit nach, welches die Eigenthümlichkeiten der Schichtung in auffallendster Weise hervortreten lässt und die Plastide ausserdem färbt. Anstatt Säurefuchsin gebrauchte ich oft Ammoniakfuchsin. Durch diese Methode werden die Stärkekörner stark gefärbt, aber

die Farbe verliert durch Aufbewahrung viel von ihrer Intensität. Es muss noch das Verfahren mit Silbernitrat erwähnt werden, das Correns[1]) zum ersten Mal zu botanischen Zwecken gebrauchte. Die zu färbenden Gegenstände, die zuerst wohl getrocknet worden sind, werden in eine Lösung von 2—5 % Silbernitrat getaucht, und dann nach oberflächlichem Trocknen und ohne Auswaschung mit einer Lösung von 0,75 % Kochsalzes behandelt. Das Silbersalz wird unter der Einwirkung des Lichtes nach einigen Stunden reducirt.

Doppelte Färbung der Stärkekörner gelingt nur hier und da, und scheint in gewissem Maasse Sache des Zufalls zu sein. Wenn Orange G auf Gentiana- oder Methylviolett folgt, behalten in einigen Fällen nur wenige der Schichten die violette Farbe, während der Rest des Kornes das Orange aufnimmt (Fig. 36, Taf. II), oder wenn der grösste Theil des Violetts vom Orange entfernt worden ist, habe ich doppelte Färbung erreicht durch den Gebrauch von Eosin oder Rutheniumroth als zweiten Farbstoff (Fig. 35, Taf. II).

c) Das Unterscheiden der Plastide und des Stärkekornes.

Zu diesem Zwecke kann doppelte Färbung gebraucht werden, ein Verfahren, das keine Schwierigkeit bietet. So färbte ich gewöhnlich nach Sublimatfixirung mit Säurefuchsin, gefolgt von Gentiana- oder Methylviolett, und entfernte das Uebermaass von Violett mit Orange. Die Chloroplasten und Leukoplasten, sowie das gesammte Cytoplasma, nehmen das Fuchsin auf, die Stärkekörner das Violett. Nach Flemming's Gemisch ist es besser Safranin zu gebrauchen anstatt Fuchsin. Ich benutzte eine starke alkoholische Safraninlösung, die mit Anilinwasser verdünnt war. Diese Lösung kann man vortheilhaft 2 oder 3 Tage lang wirken lassen, die Gentianalösung nicht länger als 5 Minuten. In einigen Fällen, in denen ich Delafield's Hämatoxylin mit Eosin gebrauchte, wurde das Cytoplasma durch das Erstere, die Stärkekörner durch Letzteres gefärbt.

d) Allgemeine Bemerkungen über die Färbung der Stärkekörner.

In dieser Hinsicht stellte sich gleich anfangs die Frage, ob die Färbung in irgend einem dieser Fälle das Resultat chemischer

1) Correns, Zur Kenntniss der inneren Structur der vegetabilischen Zellmembran. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIII.

Combination des färbenden Stoffes mit der Stärkesubstanz oder ob sie bloss einer mechanischen Absorption der Flüssigkeit zuzuschreiben ist, wie sie wahrscheinlich stattfinden würde, wenn die solide Substanz der Körner von äusserst feinen Zwischenräumen durchzogen wäre. Ich kann ohne Weiteres bemerken, dass in normalen unveränderten Körnern die Färbung in jedem Falle auf Absorption zu beruhen scheint. Dies konnte schon aus der Leichtigkeit geschlossen werden, mit der Farbstoffe durch blosses Auswaschen aus den Körnern entfernt werden. In keinem Falle schien die Färbung einen selectiven oder specifischen Charakter zu haben, in dem Sinne wie nach Mangin das Rutheniumroth eine specifische Färbung gewisser Bestandtheile der Zellhäute hervorruft. Correns[1]) zeigte, dass bei den von ihm angewandten Färbungsmethoden keine selective Thätigkeit von Seiten der Körner stattfindet, vielmehr das Silbernitrat oder Blutlaugensalz je nach Umständen bloss eingesogen wird, da der Concentrationsgrad des Salzes in dem von den Körnern nicht aufgenommenen Reste der Lösung unverändert bleibt.

III. Material.

Das gebrauchte Material wurde hauptsächlich fünf Pflanzen entnommen, von welchen jede eine lange Reihe von Präparaten lieferte, nämlich *Pellionia Daveauana*, *Solanum tuberosum*, *Adoxa moschatellina*, *Phajus grandifolius* und *Canna indica*.

Es ist wohlbkannt, dass die Stengel und die Blätter von *Pellionia* vielleicht das günstigste Material zur Untersuchung der Stärkekörner liefern; zum Studium der Kartoffel gebrauchte ich sehr junge Knollen, bei *Adoxa* die Speicherschuppen des von Stärke gefüllten Rhizoms. Bei *Phajus* wurden die wohlbekannten Stärkekörner der Knollen untersucht, und bei *Canna* Theile des Rhizoms.

1. Die Beziehungen des Stärkekornes zum Chromatophor.

Die Forschungen von Schimper[2]), Meyer, Dodel[3]), Binz[4]) und Anderen haben das Vorhandensein einer nahen Beziehung

1) l. c., p. 296.

2) A. F. W. Schimper, I. Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner. Botan. Zeitung 1880. II. Untersuchungen über das Wachsthum der Stärkekörner. Botan. Zeitung 1881.

3) Dodel, Beitrag zur Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner von *Pellionia Daveauana*. Flora 1892.

4) Binz, Beiträge zur Morphologie und Entstehungsgeschichte der Stärkekörner. Flora 1892.

zwischen dem Stärkekorn und der Plastide, aus welcher es hervorgeht, nachgewiesen. Die erforschten Thatsachen lassen es alle wahrscheinlich erscheinen, dass das Chromatophor das Medium darstellt, aus welchem das wachsende Korn Zuwachs erhält. Aber sowie man weiter forscht, kommt man auf streitbaren Grund. Wächst das Stärkekorn wie die Zellmembran durch Auflagerung von Schichten, die von Cytoplasma herrühren, oder wird die Stärkesubstanz von der Plastide ausgeschieden als etwas von vornherein an sich ganz Verschiedenes?

Meyer, nach dessen Ansicht das Stärkekorn die Natur eines Sphärokrystalles besitzt, glaubt, dass der Entwickelungsgang derjenige ist, welchen wir beim Wachsthum eines Sphäriten in einem Tropfen der zähflüssigen Mutterlauge erwarten können. Die Schichten werden an der Seite am schnellsten wachsen, an welcher ihnen das meiste Krystallisationsmaterial geboten wird [1]).

Aber die Theorie, welche dem Stärkekorn eine sphärokrystallische Structur zuschreibt, ist verhältnissmässig neu und kann bis jetzt noch nicht allgemeine Annahme beanspruchen. Die Frage nach der Art und Weise, auf welche die Zellmembran verdickt wird, ist so nahe verwandt mit derjenigen des Wachsthums des Stärkekornes, dass es unmöglich ist die beiden Probleme zu trennen.

Schmitz [2]) zeigte im Jahre 1880, dass bei der Bildung der jüngsten Membranlamelle eine Metamorphose der äussersten Protoplasmaschicht vorliege, dass dieselbe aus dem Protoplasma direct hervorgehe und nicht ein Ausscheidungsproduct desselben sei.

Strasburger [3]) hat darauf hingewiesen, dass der optische Schnitt einer Stärkekornes zu grosse Aehnlichkeit mit dem Querschnitt eines verdichteten Zellmembran, z. B. der Tracheïde des *Pinus*-Holzes biete, als dass diese Uebereinstimmung nur eine zufällige sein sollte.

Währenddem Schmitz sich vorstellte, dass intussusceptionales Wachsthum mit der Auflagerung neuerer Schichten Hand in Hand gehen könnte, wollte Strasburger Intussusceptionswachsthum eliminiren, sowohl im Falle der Zellmembran als in dem des Stärkekornes, indem er glaubte, dass jede Aenderung, die in den Schichten

1) l. c., p. 185.

2) Schmitz, Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn, 1880.

3) Strasburger, Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882.

nach dem Ansatz vorkommt, bloss dem Anschwellen oder chemischen Veränderungen zuzuschreiben ist[1]).

Schimper[2]) war mit Strasburger und Schmitz der Meinung, dass bei der Stärkebildung das Plasma der Plastide verbraucht wird, indem Stärke eines der Producte dieses Spaltungsvorgangs sein würde. Die Proteïnkrystalle, wenn sie vorhanden sind, würden aus einem transitorisch in den Reservezustand übergegangenen Theil des Eiweisses bestehen, welcher sich chemisch nur sehr wenig von activen unterscheidet, und später in solches wieder umgewandelt werden kann. Meyer[3]) weist aber diese Ansicht als irrig zurück, und spricht die Ansicht aus, dass die Chromatophoren die verschiedenen Zuckerarten zu Stärkesubstanz condensiren, und dass diese sofort zu den Trichiten des Stärkekornes auskrystallisiren.

Meine eigenen Resultate erscheinen geeignet, die schon veröffentlichten Beobachtungen über die Beziehungen zwischen Plastide und Stärkekorn beinahe in jeder Einzelheit zu bestätigen. Körner mittlerer Grösse von *Pellionia* zeigten oft auf die auffallendste Weise die Uebereinstimmung zwischen der Form des Chloroplasten und der zuletzt angefügten Schicht (Fig. 12, Taf. I). Das ist besonders der Fall, wo die Schichten, anstatt ihrer regelmässigen Krümmung, irgend eine Unregelmässigkeit bieten, z. B. einen wellenförmigen oder zuweilen einen zickzackigen Verlauf. Es erwies sich auch, dass die Dicke der zuletzt aufgelagerten Schicht in beständigem Verhältniss zur Dicke des das hintere Ende des Kornes bekleidenden Chloroplasten stand. In grossen alten Körnern von *Pellionia* zeigte es sich, dass Unregelmässigkeiten in der Form wahrscheinlich, wie Dodel[4]) vermuthet, von der Trennung des Chloroplasten herrühren. Ich konnte keinen Fall finden, wie ihn Schimper[5]) für andere Pflanzen annimmt, in welchem Auflagerung von Schichten die Folge einer zufälligen Berührung mit einem zweiten Chloroplasten zu sein schien. In zahlreichen Fällen, wo die Körner in Lösung begriffen waren, wurde die Verschiebung der Plastide vom schmalen spitzen Ende zur breiten Seite des Kornes hin bemerkt (Fig. 20, Taf. I). Als Resultat dieser Veränderung der Lage, wo in der Folge Anschluss an das Korn stattgefunden hat, zeigte es

1) Strasburger, Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute, 1889.
2) Schimper, Erwiderung. Botan. Zeitung 1883.
3) l. c., p. 308.
4) l. c., p. 273.
5) l. c., I, p. 885.

sich, dass die Ansatzfläche rechtwinklig zu derjenigen der früheren lag (Fig. 1 u. 13, Taf. I). In manchen Fällen, wie z. B. bei Körnern der Kartoffel und weniger häufig bei denen von *Phajus*, schien der Verlauf der Schichtung auf eine allmählichere, nicht nothwendig mit theilweiser Auflösung des Kornes verbundene Verschiebung der Plastide hinzuweisen (Fig. 43, Taf. II).

Wie Meyer bewiesen hat, scheint die Form der Körner mittelbar beeinflusst zu werden, wenn die Chromatophoren Druck erleiden. Die stab- oder knochenförmigen Körner in den Milchröhren von *Euphorbia* scheinen ein treffendes Beispiel solcher Art zu liefern. Meyer schreibt ihre Eigenheiten dem Drucke zu, den die dünne cytoplasmische Schicht, in der sie enthalten sind und welche die Milchröhre bekleidet, auf sie ausübt[1]). Schimper[2]) hat bemerkt, dass in verlängerten Zellen die Chromatophoren oft von verhältnissmässig verlängerter Form sind und mit ihren langen Achsen mit derjenigen der Zelle parallel liegen. Verlängerte Chromatophoren kommen auch in protoplasmischen Fäden vor. In beiden Fällen ist ihre Form das Resultat der Dehnung, der sie unterworfen sind. Ich fand, dass die jungen Stärkekörner in den Milchröhren einer wachsenden Spitze von *Euphorbia splendens* immer in Fäden dichten Cytoplasmas vorkamen, die schon einige der Bestandtheile des Milchsafts enthielten. Die kleinsten mir vorgekommenen Körner hatten bereits ovale Form, und der Leukoplast hatte sich an beiden Enden des Kornes wie eine eng anschliessende Kapsel angehäuft. Die Körner lagen von Anfang an auf solche Weise, dass ihre langen Achsen mit derjenigen der Zelle parallel sind (Fig. 3, Taf. I). Meyer's Erklärung ist wahrscheinlich richtig.

In Beziehung auf die streitige Frage, ob Ausscheidung oder Umwandlung stattfindet, müsste, so hoffte ich, die Anwendung der neuen Untersuchungsmethoden Entscheidung bringen. Wenn das Stärkekorn durch Umwandlung aufeinander folgender Häutchen von Protoplasma gebildet wird, musste es, so meinte ich, durch Färbung möglich sein, eine Uebergangsschicht erkennbar zu machen, wie das Schmitz und noch später Noll[3]) im Falle der Zellmembran gelang. Andererseits hatte ich eine Uebergangsschicht nicht zu er-

1) l. c., p. 199.

2) Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wiss. Botanik, XVI, p. 24.

3) Noll, Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch., 1887.

warten, wenn die Substanz des Kornes ausgeschieden wird; der Umriss des Kornes musste alsdann stets deutlich und scharf gezeichnet sein, selbst an dem Punkte des Ansatzes wird kein allmählicher Uebergang in die Substanz der Plastide stattfinden. Endlich war zu erwarten, dass unter den genannten Umständen die Plastide, wenn sie zufälliger Weise vom Korn getrennt wird, sich stets glatt von demselben ablöst, ohne ein plasmatisches Häutchen am wachsenden Ende mitzunehmen.

Pellionia erwies sich als das geeignetste Object für die Untersuchung, wegen der Grösse und der augenscheinlichen Structur seiner Chloroplasten. Wenn man ein Sublimatfixativ gebraucht, entweder Sublimatalkohol, Pikrinsublimat oder Sublimatessigsäure, und nach Altmann's Methode mit Säurefuchsin oder mit Eisenhämatoxylin färbt, so wird die Beziehung zwischen Plastide und Korn am klarsten sichtbar. In beiden Fällen bleiben die Körner farblos, während beim Färben mit Säurefuchsin die Plastiden sehr stark gefärbt werden (Fig. 38, Taf. II). Sorgfältige Untersuchung zeigte, dass in keinem Falle die Färbung irgend etwas unterscheidbar machte, was als eine Uebergangsschicht hätte gelten können. Auch an seinem hinteren Ende war der Umriss des Kornes ganz scharf. Eine schwächer gefärbte Schicht erwies sich in allen Fällen bloss als der dünne Saum des sich nach vorn über das Korn erstreckenden Chloroplasten, der wegen seines geringen Gehaltes an Grana, mehr homogen als der übrige Theil der Plastide erscheint. Wo der Chloroplast etwas verschoben war, blieb niemals ein Theil desselben am Korn haften. Beobachtungen über das Verhältniss zwischen dem Leukoplast und dem Stärkekorn bei *Phajus* bestätigten diese Resultate in jeder Beziehung. Bekanntlich wird die Form der Plastide und folglich des Stärkekornes durch das stab- oder spindelförmige Krystalloid bestimmt. In Präparaten des Vegetationspunktes eines jungen Knollen bemerkte ich das Auftreten der Krystalloide in einem sehr frühen Stadium; die Stärkekörner entstehen etwas später. Ich kann Schimper's Bemerkung bestätigen, dass bis sechs Stärkekörner an einem einzigen Leukoplasten entstehen können, während diadelphische Körner häufig sind. Die Glieder solcher zusammengesetzten Körner haben gewöhnlich parallel liegende Achsen. Der thätige, functionirende Theil des Leukoplasten bedeckt die breite Basis des Kornes und ist am besten im Winkel zwischen dem Korn und dem Krystalloid sichtbar. In einem Hämatoxylin-Eosin-Präparat werden die Krystalloide durch

das Eosin gefärbt, die Körner schwach durch das Hämatoxylin Die eigentlichen Plastiden waren ungefärbt. Es war leicht festzustellen, dass die Färbung keine Anzeige von einer Uebergangsschicht gab, dass der Umriss des Kornes nach der Plastide vielmehr scharf gezeichnet war und dass, wenn Trennung stattfand, kein Theil des Leukoplasten an der Basis des Kornes haften blieb. Säurefuchsin- und Eisenhämatoxylin-Präparate ergaben dasselbe Resultat.

Was die Bedeutung der Gegenwart des Krystalloids im Leukoplast betrifft, so haben in diesem, wie in anderen Fällen, von einander abweichende Ansichten geherrscht. Einige Anknüpfungspunkte für die Beurtheilung seiner Rolle gewinnt man, wenn man beachtet, ob Auflösung des Krystalls (wie Schimper meint) zu gleicher Zeit mit dem Wuchs des Stärkekornes stattfindet. Binz[1]) fand, dass die Krystallstäbchen in Verbindung mit ziemlich grossen Körnern anzutreffen sind, aber nicht mit solchen, die ihre volle Grösse erreicht hatten, da die letzteren bloss den activen, nicht krystallisirten Theil der Plastide besitzen. Ich kann dies bestätigen in Bezug auf die meisten, zur vollen Grösse ausgewachsenen Körner, aber unter denselben gab es eine ziemliche Anzahl, in denen der Krystall ursprüngliche Grösse und Aussehen bewahrte.

Um mir über einen Fall ein Urtheil zu bilden, in welchem die Leukoplasten fehlen sollen, und man die Stärkekörner in Cytoplasma entstehen liess, machte ich Präparate von den Spitzen der *Pinus*-Sprosse. In den Zellen der Markstrahlen fanden sich kleine Stärkekörner in den Maschen des netzförmigen Cytoplasmas. Das Aussehen war der Art, wie Strasburger es sich vorstellte, denn der protoplasmische Rand jeder der Höhlungen, die von einem Stärkekorn ausgefüllt waren, erschien feinkörnig, wie wenn er mit Mikrosomen besetzt wäre. Es ist nicht leicht zu sagen, ob Leukoplasten wirklich vorhanden sind, denn wenn dies der Fall ist, müssen sie äusserst klein, zart und von unbestimmter Form sein. Doch es lässt sich auf Grund sonstiger jetziger Erfahrungen ja annehmen, dass die Leukoplasten anfangen können Stärke hervorzubringen, bevor sie die volle Grösse erreicht haben, dann schon, wenn sie fast noch embryonal genannt werden können. An der Spitze der jungen Knollen der Kartoffel oder der von Stärke gefüllten Schuppe der *Adoxa* scheinen die Stärkekörner in kleinen Höhlen des Cyto-

1) l. c., p. 88.

plasmas zu liegen (Fig. 14—18, Taf. I; Fig. 29, Taf. II). Der Leukoplast bildet ein blosses Häutchen um jede dieser kleinen Höhlen und ist vom Cytoplasma nur durch seine grössere Dichtigkeit zu unterscheiden. Sobald das Korn beginnt excentrische Structur anzuzeigen, sieht man, dass dieses Häutchen an der Basis des Kornes etwas dicker ist. Etwas weiter von der Spitze weg sind die Leukoplasten, die sich im Zusammenhang mit grösseren Körnern befinden, deutlich unterschieden; sie haben ihre volle Grösse erlangt, und man sieht, dass sie ein Krystalloid enthalten; aber eine Reihenfolge von Stufen zeigt an, dass es dieselben Structuren sind, die eben im Zusammenhang mit den kleinsten Körnern der Spitze erkennbar waren. In diesen Fällen kann nicht bezweifelt werden, dass der Wuchs des Leukoplasten zu gleicher Zeit stattfindet mit dem Wuchs des Stärkekornes. Schimper[1]) bemerkte bereits ähnliche Fälle, und Dodel[2]) dachte, dass in *Pellionia* der Chloroplast gleichzeitig mit dem Stärkekorn wächst.

Es erscheint somit wahrscheinlich, dass Behauptungen, in Bezug auf den Ursprung der Stärkekörner in kleinen Höhlungen oder Maschen des netzförmigen Cytoplasmas darauf zurückzuführen sind, dass die Forscher die Leukoplasten, die wirklich vorhanden sind, aber sich in einer der ersten Stufen der Entwickelung befanden, als solche nicht erkannten.

Zur summarischen Uebersicht dieses Abschnittes können wir sagen, dass kein Beweis sich vorfand, der die Ansicht begünstigte, dass die Substanz der Plastide sich auf irgend einem erkennbaren Stadium in Stärke verwandelt; der Umriss des Kornes nach der Plastide hin ist immer scharf gezeichnet; der neueste Ansatz scheint ebenso vollkommen die Natur der Stärke zu besitzen, als der älteste Theil des Kornes, ist aber, wie in der Folge gezeigt werden soll, von grösserer Dichtigkeit.

2. Die völlige und constante Umhüllung des Stärkekornes durch die Substanz seines Chromatophors.

Die nächste Frage, die sich darbietet, ist durch Meyer's Untersuchungen in den Vordergrund gerückt worden. Ist das Stärkekorn

1) l. c., I, p. 891.
2) l. c., p. 273.

von Anfang bis zu Ende von der Plastide umhüllt, oder ragt es früher oder später frei in das Cytoplasma hinein?

Schimper[1]) stellte sich vor, dass das Stärkekorn die Oberfläche des Chromatophors durchbricht in einem Stadium der Entwickelung, das verschieden ist, je nachdem der Entstehungspunkt des Stärkekornes innerhalb der Plastide an der Oberfläche oder tiefer liegt. Ein Theil, oft der grössere, des ausgewachsenen Kornes sei vom Cytoplasma umgeben.

In *Pellionia* bemerkte Binz[2]) die Anhäufung des grünen Theiles des Chloroplasten am hinteren Ende des Kornes. Er dachte, dass in einem verhältnissmässig späten Stadium das Reissen der Plastide folgt und dass endlich das vordere Ende des Kornes hinausragen könnte.

Meyer[3]) behauptet, dass er seit Jahren vom Gegentheil der vorauserwähnten Angaben überzeugt gewesen sei. Die directe Entscheidung dieser Frage sei oft sehr schwer, in manchen Fällen ganz unmöglich, da dort, wo die Körner sehr gross sind, die Plastide so gedehnt sein kann, dass sie ein blosses Häutchen von ausserordentlicher Dünne bilde. Dieser Punkt ist besonders wichtig, da die Plastide, wenn sie fortfährt das Korn zu umhüllen, den ganzen Lauf seiner Entwickelung, und wahrscheinlich auch seiner Auflösung, beeinflussen kann.

Durch Färbung mit Säurefuchsin nach Fixirung mit Sublimat fand Meyer, dass die Plastide eine zarte, aber vollkommene Umhüllung um die grossen Körner von *Pellionia* und *Dieffenbachia* bildet. Ich behandelte Schnitte während 24 Stunden mit einer schwachen (2⁰/₀), wässerigen Lösung von Säurefuchsin, erzielte auch gute Resultate durch Färbung mit Hämatoxylin. Die Stärkekörner von *Pellionia* liefern wegen der verhältnissmässig bedeutenden Grösse der Chloroplasten den günstigsten Fall für die Untersuchung. Mit Säurefuchsin wird der Theil der Plastide, welcher das hintere Ende des Kornes bekleidet, sehr stark gefärbt, während das Korn selbst farblos bleibt (Fig. 38, Taf. II). Die Chromatophoren zeigen deutlich die netzförmige Structur, von welcher verschiedene Deutungen gegeben worden sind. Pringsheim und noch in letzterer Zeit Bredow[4])

1) l. c., I, p. 282—284.

2) l. c., p. 37.

3) l. c., p. 162—167.

4) Bredow, Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXII, p. 413.

sahen diese Erscheinung als ein Anzeichen einer schwammigen Structur an, aus Balken bestehend, deren Zwischenräume von grünem Farbstoff angefüllt wären, während Meyer's und Schimper's Anschauung die ist, dass sie eine farblose oder helle Grundsubstanz (Stroma) darstellt, welche eine vom Chlorophyllgrün gefärbte Substanz in Körner- oder Tropfenform enthält. Ohne zu versuchen auf diese Frage einzugehen, will ich die letzteren Bezeichnungen gebrauchen. Man bemerkt leicht, dass die Maschen, wie Bredow es ausspricht, unregelmässig sind und nicht immer rund. Wenn sie von der Seite besehen wird, erkennt man, dass die stark gefärbte Plastidenbedeckung ziemlich scharf in eine zartere Randzone übergeht, und dass die letztere allmählich zu einem noch zarteren Häutchen wird, welches sich über das ganze Korn ausdehnt. Wenn es gut gefärbt ist, kann man dessen Spur leicht finden, indem man dem Rande des Kornes folgt. Dieser Theil der Plastide besteht nur aus Grundsubstanz (Stroma) ohne Grana und ist folglich in frischem Material farblos. In allen erfolgreichen Präparaten, welche die Stärkekörner in den verschiedensten Stadien der Entwickelung zeigen, war es mir möglich, zu bemerken, dass die Chromatophoren unangegriffen blieben. Das ist der Fall nicht nur bei wachsenden Körnern, sondern auch bei solchen, die in Lösung begriffen sind (Fig. 19 u. 20, Taf. I). Wenn das Korn ganz aufgelöst ist, nimmt die Plastide wieder ihre ursprüngliche Form an. Wo dagegen die Auflösung aufhört und neue Schichten hinzugefügt werden, können sie hauptsächlich an einer Seite des Restes angesetzt werden, aber da die Plastide eine vollkommene Umhüllung bildet, ist der Ansatz nie ganz auf irgend einen Theil der Oberfläche des Kornes beschränkt (Fig. 13, Taf. I). Auch bei Körnern von *Adoxa* war ich in vielen Fällen im Stande, den Leukoplast als eine völlige, wenn auch sehr zarte Umhüllung auszuspüren, kam überdies zum Schluss, dass er als feines Häutchen um die grössten Körner herum noch vorhanden sei (Fig. 37, Taf. II). Bei den Stärkekörnern von *Canna* in günstigen Fällen ist es mir gelungen, den Leukoplast als ein das Korn umgebendes vollkommenes Häutchen zu erkennen (Fig. 34, Taf. II).

Man wird sehen, dass meine Beobachtungen, so weit sie reichen, Meyer's Theorie bestätigen, deren Richtigkeit, wie er es selbst ausspricht, nicht in allen Fällen erprobt werden kann. Es schien mir jedoch, dass Beweise anderer Art für die Entscheidung dieser Frage herangezogen werden können. Wenn die Plastide fortfährt

das ganze Stärkekorn einzuschliessen, so ergiebt das Zuwachs für die ganze Oberfläche des Kornes. Da fragt es sich also, ob es überhaupt Stärkekörner giebt, die ohne störende Eingriffe, wie z. B. Perioden theilweiser Auflösung, Schichten aufweisen, welche sich nicht über das ganze Korn erstrecken.

Strasburger behauptet, dass in den meisten Knollen von *Phajus* der Bau der Körner ein derartiger ist, dass die Schichten, abgesehen von den innersten, unvollständig sind, d. h. an den Seiten des Kornes blind endigen. Ferner erwähnt er „die freien Ränder der einseitig gebildeten Schichten“. Zu gleicher Zeit bemerkt er, dass in einigen Fällen alle Schichten vollkommen waren, sogar in grossen Körnern. Dodel[1]) meint, dass in länglichen Körnern von *Pellionia* alle späteren Schichten unvollkommen sind.

Binz[2]) giebt an, dass bei *Pellionia* der farblose Theil des Chloroplasten am vorderen Ende aufreisst, das Stärkekorn dort mehr und mehr frei heraustritt, und der Stärkebildner dann kappenförmig am hinteren Ende des Kornes anhaftet. Es sollen von diesem Momente an keine ganz herumlaufenden, sondern nur noch kappenförmige, sich am Rande gegen vorn hin auskeilende Schichten entstehen. Andererseits schildert Meyer[3]) für *Adoxa*, dass „solange nicht die geringste Menge der wachsenden Schichten durch Lösung entfernt wird, alle Schichten des Kornes, die dichteren und lockeren, völlig geschlossen sind“.

Meyer's Aussage kann ich vollkommen bestätigen. In Körnern der Kartoffel, wo die Structur beinahe schon von Anfang an excentrisch ist, war es in vielen Fällen offenbar, dass jede Schicht um den Kern herumläuft, entweder als individuelle Schicht, oder nachdem sie sich mit anderen verbunden hat (Fig. 28, Taf. II). Häufiger sieht man, dass einige der Schichtungslinien sich nach dem vorderen Ende hin verschmälern und aufhören. Doch ist die Natur der Krümmung der Art, dass jede Schicht, wenn sie sich fortsetzte, um den Kern herumgehen würde (Fig. 41, Taf. II). Bei *Phajus* sind die Schichtungslinien beinahe parallel, und in Uebereinstimmung mit der Form des Kornes nur schwach gebogen. Jede derselben macht, sowie sie sich dem Rande nähert, eine scharfe Biegung nach vorn und hört auf. Das geschieht so nahe am Rande

1) l. c., p. 276.
2) l. c., p. 46.
3) l. c., p. 246.

des Kornes, dass es bei in Wasser untersuchten Körnern kaum bemerkt werden würde, wegen des Randschattens, der durch Lichtbrechung verursacht wird, und die Schichten würden die Oberfläche zu erreichen scheinen. Man kann also ein Axiom aufstellen, dass in Körnern, die nicht theilweise Auflösung erlitten haben, die Richtung der Schichten derart ist, dass keine derselben, wenn sie fortgeführt wäre, die Peripherie durchschneiden würde. Diese Eigenthümlichkeit der Structur scheint manchen Forschern entgangen zu sein, da die Schichtungslinien in wachsenden Körnern oft als an die Oberfläche reichend gezeichnet sind. Der einzige Fall, in dem ich unvollkommene Schichten in Körnern, die nicht in Lösung begriffen sind, finde, ist der von den Körnern aus dem Rhizom von *Curcuma Zedoaria* (Fig. 4 u. 5, Taf. I). Die gewöhnliche Abwesenheit von Schichten, die dieser Beschreibung entsprechen, begünstigt die Ansicht, dass die Substanz der Plastide fortfährt das Korn zu umhüllen und der ganzen Oberfläche, nicht nur dem hinteren Ende desselben, Zuwachs zu geben.

3. Die Schichtung der Stärkekörner.

Damit bezeichnet man die wohlbekannte Erscheinung breiter, heller und schmälerer, dunklerer Streifen auf der Oberfläche des Stärkekornes. Wie Strasburger bemerkt, sind die helleren Streifen sehr verschieden breit und die dunkleren sehr verschieden scharf.

a) Bedeutung der Schichtung.

Wenn wir die Frage, die sich auf den Ursprung der Schichtung bezieht, einen Augenblick bei Seite lassen, finden wir allgemeine Uebereinstimmung über die Bedeutung, die dieser Erscheinung gegeben werden muss.

Nägeli[1]) schreibt die Schichtung der Stärkekörner einer Abwechselung von Schichten zu, die in Wassergehalt von einander verschieden sind. „Die Linien, welche man in den Stärkekörnern wahrnimmt, sind entweder die Grenzen zwischen zwei Substanzen, die das Licht ungleich brechen, oder es sind die ganzen Räume selbst, die mit einer Substanz von verschiedener Dichtigkeit ge-

1) Nägeli, Die Stärkekörner, Zürich 1858, p. 18.

füllt sind, bald wasserreichere Schichten in einer dichten, bald dichtere Schichten in einer wasserreichen Substanz."

Schimper hielt an der von Nägeli behaupteten Abwechselung wasserreicherer und wasserärmerer Lamellen fest.

Correns[1]) war im Stande zu zeigen, dass die Schichtung vieler Bastfasern (z. B. der Apocynaceen) von Verschiedenheiten im Wassergehalt abhängt, und dass die Schichtung der Stärkekörner zu derselben Kategorie gezählt werden muss. Die Resultate, die mittelst der Silbernitratmethode erlangt wurden, stimmten mit dieser Ansicht vollkommen überein. Das Silbernitrat wird eingesogen, aber nicht in gleichmässigem Grade, denn die Menge, die von jeder Lamelle aufgenommen wird, ist verschieden, je nach der Dichtigkeit der letzteren. Deshalb zeigt der Farbeton jeder Lamelle, nachdem das Silbersalz durch Aussetzung ans Licht dunkler geworden ist, genau an, wie stark seine relative Absorptionsfähigkeit sei. Die wässerigen Lamellen haben ein eigenthümliches Aussehen, auf das wir später noch zurückkommen werden, und das anzeigt, dass sie einen relativ grossen Theil des Silbersalzes eingesogen haben.

Binz[2]) theilt die Ansicht, dass Schichtung der Abwechselung wasserärmerer mit wasserreicheren Lamellen zuzuschreiben sei.

Meyer[3]) pflichtet der Ansicht bei, die allgemein angenommen wird — „Die Stärkekörner sind aus Schichten aufgebaut, welche hauptsächlich dadurch sichtbar werden, dass sie abwechselnd relativ locker und relativ dicht gebaut sind". „Die schattirten Schichten bedeuten die schwach lichtbrechenden, relativ lockeren, an fester Substanz relativ armen, an Interstitien reichen Schichten; die hellen sind als die stark lichtbrechenden Schichten aufzufassen, welche die meiste feste Substanz enthalten".

Meyer[4]) erwähnt, dass bei der Färbung mit Methylviolett der Farbstoff besonders von den weicheren Lamellen beibehalten wird. Dasselbe lässt sich, meiner Erfahrung nach, von allen färbenden Flüssigkeiten sagen; die Lamellen, die im frischen Stärkekorn als dunklere Linien erscheinen, sind diejenigen, welche den Farbstoff am reichlichsten einsaugen, und die am meisten davon beibehalten, wenn das Uebermaass desselben durch Waschen entfernt wird.

---

1) Correns, l. c., p. 330.
2) l. c., p. 39.
3) l. c., p. 242, 231.
4) l. c., p. 120.

b) Ursprung der Schichtung.

Zunächst mag nach Ursache, dem Grund des Vorhandenseins, der Schichtung gefragt werden. In der Besprechung der Art und Weise, auf die das Stärkekorn wächst, erkannten die Forscher vor Nägeli in der Schichtung bloss den Ausdruck der Apposition und versuchten nicht, dieselbe weiter zu erklären.

Nägeli's[1]) Annahmen können kurz zusammengefasst werden wie folgt: Er dachte sich, dass das Wachsthum des Stärkekornes durch Apposition aufeinander folgender Molekularschichten stattfinde. Spannung wird erstens hervorgebracht durch die Appositionsweise dieser Molekularschichten. Die Concentration der Nährungsflüssigkeit nimmt um so mehr ab, je näher sie dem Centrum des Kornes kommt. Dieser Umstand muss die Spannung vermehren. Diese verursacht zuletzt Trennung, gefolgt von der Einlagerung neuer Molekularschichten. Im Maasse wie die Grösse zunimmt, nimmt auch die Verschiedenheit an Dichtigkeit und Cohäsion zwischen der Oberfläche und dem Centrum beständig zu. Dadurch wird, wenn eine gewisse Höhe erreicht ist, die Erscheinung des Kornes, in Form eines hohlen, mit weicher Substanz gefüllten Raumes, hervorgebracht. Dieselben Ursachen führen zur Erscheinung einer mit weicher Masse angefüllten Spalte in der dichten Rinde, und dieser Vorgang kann sich unaufhörlich wiederholen.

Schimper[2]) weicht von Nägeli ab, indem er die Schichtung Quellungserscheinungen, die durch Spannung hervorgebracht werden, zuschreibt. „Ein senkrecht zu den Schichten wirkender Zug eine Dehnung, aber nicht ein Zerreissen, in dieser Richtung verursacht".

Nachdem nun die Theorien von Nägeli und Schimper erwähnt worden sind, möchte es gerathen sein, vor der Erwähnung der Ansichten anderer Forscher, zu fragen, bis auf welchen Punkt die Erscheinungen, auf die sie ihre Erklärungen gründeten, von den Resultaten meiner Untersuchungen gestützt werden. Die beiden ersten Theorien beruhen anerkannter Weise auf der Annahme, dass junge Körner stets dicht sind, und dass die zur Zeit peripherischen Theile älterer Körner dieselbe Eigenschaft zeigen. Strasburger bestätigt das Vorhandensein eines widerstehenden Randes. Nägeli[3]) wurde zu seiner Theorie des Intussusceptionswachsthums

1) Nägeli, Die Stärkekörner, Zürich 1858.

2) l. c., II, p. 203.

3) l. c., p. 213—216.

durch folgende Beobachtungen veranlasst. — 1. Junge Körner bleiben zuweilen bis zu einer gewissen Grösse vollkommen homogen, und dann werden im Innern Schichten sichtbar. 2. In keinem Entwickelungsstadium liegt eine weiche Schicht an der Oberfläche, sondern das wachsende Korn hat immer eine dichte Rinde .... Diese Rinde widersteht auch gewissen Lösungsmitteln (Säuren), indess die ganze innere Masse sich löst[1]).

Schimper[2]) beschreibt die erste Erscheinung des Stärkekornes als „die Form eines stark lichtbrechenden, wasserarmen Körperchens besitzend"; er stimmt ferner auch vollkommen mit Nägeli überein in Betreff der Differenzirung des ursprünglich homogenen Kornes in einen centralen wasserreichen Kern und eine periphere dichte Schicht. „In späteren Zuständen ist der Kern von drei Schichten, deren mittlere stets eine wasserreiche ist, umgeben; eine solche kommt nie als peripherische Schicht vor, sie muss daher durch Spaltung der ersten dichten entstanden sein."

Meine Methode bestand darin, vermittelst einer Reihenfolge von gefärbten Präparaten die Entwickelung der Stärkekörner vom frühesten Stadium an, in welchem sie sichtbar werden, bis zu dem Augenblick, wo sie ihre volle Grösse erreicht haben, zu verfolgen. Um Gleichmässigkeit zu erlangen, war in allen Fällen die Art der Präparation dieselbe.

Wenn man als Typus ein Präparat aus dem Vegetationspunkt einer sehr jungen Kartoffelknolle nimmt, welche in Längsschnitte zerlegt und nach der Gentiana-Orange-Methode gefärbt ist, sieht man die Stärkekörner zuerst in der vierten oder fünften Zellenreihe von der Spitze. Sie erscheinen als ganz kleine farblose sphärische Körperchen, die um den Zellkern herumgeschaart sind, und von den Vacuolen nur durch ihre regelmässigere Form und schärfer gezeichneten Umriss sich unterscheiden (Fig. 14, Taf. I). In den meisten Fällen kann der das junge Korn umgebende Leukoplast ohne Schwierigkeit unterschieden werden. Man findet eine Reihenfolge von Stadien, sowie man den Vegetationspunkt verlässt und weiter vorrückt. Der Kern erscheint in der Mitte des jungen Kornes als ein violettgefärbter Punkt (Fig. 15, Taf. I). Der Leukoplast setzt sich an einer Seite an, und die Polarität des Kornes

1) Nägeli, Das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception. Botan. Zeitung 1881.

2) l. c., II, p. 192.

ist damit bestimmt. Eine schmale, schwachgefärbte Zone stellt sich um den Kern herum (Fig. 16, Taf. I). Die äussere Grenze dieser Zone wird dann dunkler gefärbt und bildet die erste weiche Lamelle, wobei die Excentricität des Kornes schon durch den Umstand angezeigt wird, dass diese Lamelle zuerst auf der Seite erscheint, die dem Leukoplast zugekehrt ist. Der Rand des Kornes bleibt farblos und allem Anschein nach ohne Structur. Die zweite Lamelle erscheint genau wie es mit der ersten der Fall war, und dieser Vorgang wiederholt sich, wobei er von einer verhältnissmässigen Dichtigkeitsabnahme des Kernes und der umgebenden Lamellen begleitet wird, wie das durch den stärkeren Grad ihrer Färbung angezeigt wird (Fig. 17 u. 18, Taf. I). Die innersten sich färbenden Lamellen werden unerkennbar, da die ursprünglich dichten Schichten, die sie trennten, dieselbe schwache Dichtigkeit und daher auch denselben Farbeton wie sie selbst annehmen. So scheint denn der Kern an Grösse zuzunehmen und kann in einem etwas späteren Stadium zu einer kleinen Spalte oder Höhle werden. Jede sich färbende Lamelle zeigt sich zuerst, wie schon gesagt, auf der Seite, die dem Leukoplast zugekehrt ist. Sowie weitere Lamellen hinzugefügt werden, dehnen sich die früheren excentrischen in solcher Weise aus, dass sie den Kern umschliessen; die späteren vereinigen sich dort mit früheren Lamellen, so dass man ihnen nicht mehr einzeln um den Kern herum folgen kann. Jede Lamelle ist am untersten Theile ihrer Biegung am schärfsten markirt, d. h. wo die Längsachse des Kornes sie durchschneiden würde

Den peripherischen Theil kann ich den „Rand" nennen, und diesen Namen in allen Fällen auf den äusseren Theil des Kornes anwenden, wenn dessen Aussehen kein Anzeichen von geschichteter Structur giebt. In diesem Falle ist er etwas breiter auf der Seite, die dem Leukoplast zugekehrt ist, und vollkommen farblos, so dass der Umriss des Kornes nicht leicht erkannt und nur schwer verfolgt werden könnte, wenn er nicht durch den Leukoplast und das umgebende Cytoplasma angezeigt wäre.

Präparate aus den Spitzen von Speicherschuppen des *Adoxa*-Rhizoms ergaben eine ganz ähnliche Reihenfolge von Stadien der Entwickelung (Fig. 29, Taf. II) und brauchen deshalb nicht im Einzelnen beschrieben zu werden. Es gelang mir nicht Leukoplasten an der Spitze selbst zu erkennen; sie konnten nicht mit Gewissheit von Anhäufungen von Mikrosomen unterschieden werden. Ungefähr von der sechsten Zellenreihe, von der Oberfläche des Vegetations-

punktes an, werden ganz kleine, sphärische Körper, die für Vacuolen zu regelmässig sind, sichtbar. Jeder dieser Körper ist ein kleines Stärkekorn von einem Leukoplastenhäutchen umgeben, das noch nicht ein Krystalloid enthält und sich nicht an einem Pol herum angesetzt hat. Bei älteren Körnern sieht man die Plastide als eine kleine, enganliegende Bedeckung des hinteren Endes des Kornes. Sie enthält ein Krystalloid, welches sich wie bei *Pellionia* und bei *Phajus* färbt. Das Auftreten des Kernes und der sich färbenden Lamellen findet statt, wie wir es schon beschrieben haben. Der Rand ist immer vorhanden, und ist von ungefähr derselben Breite, im Verhältniss zu der Grösse des Kornes, wie im letzten Falle. Spitzen von *Pellionia*-Sprossen, die in ähnlichen Präparaten studirt wurden, zeigten die Stärkekörner bei deren erster Erscheinung als ganz kleine, farblose, sphärische Körper, von denen der Chloroplast manchmal mehrere enthielt. Der Kern tritt in der schon beschriebenen Weise auf. In diesem Falle war die Entstehung der aufeinander folgenden sich färbenden Lamellen nicht leicht zu beobachten. Dieselbe konnte aber ohne Mühe in Querschnitten des Sprosses gefunden werden, wo sich Körner in allen früheren Stadien des Wachsthums begriffen vorfinden, sobald wir von der Mittelzone der Rinde in die Nähe der Gefässbündel rücken. Dasselbe trifft in vielen anderen Fällen zu, sodass die Entwickelung der Körner ebenso gut in der die Bündel umgebenden Stärkescheide als an der wachsenden Spitze verfolgt werden kann.

Die Zellen des Palissadengewebes, unmittelbar unter der Epidermis der oberen Seite des Blattes, zeigten einige Chloroplasten, die bedeutend durch Stärkekörner ausgedehnt waren, deren mehr als zwanzig in einzelnen Chloroplasten gezählt werden konnten. Die kleinen Körner waren farblos, grössere hatten ohne Ausnahme den farblosen Rand. In der nächsten Zellenreihe zeigten die Körner, die zu zweien oder dreien aufgetreten waren, den Anfang der Bildung von zusammengesetzten Körnern, offenbar als Resultat der Berührung und gegenseitigen Druckes.

Bei *Phajus* ergab sich kein Präparat, das die erste Erscheinung der Stärkekörner an der Spitze einer Knolle gezeigt hätte, aber in älteren Geweben fanden sich oft junge Stadien. In diesem Falle waren die Körner gewöhnlich farblos und zeigten keine Spur von Schichtung, hatten aber schon die mehr oder weniger dreieckige Form, welche die Stärkekörner dieser Pflanze charakterisirt. Die Untersuchung zahlreicher Präparate ergab, dass der Vorgang des

Entstehens des Kernes und der sich färbenden Lamellen mit demjenigen der vorhergehenden Typen übereinstimmt, abgesehen von individuellen Merkmalen.

In *Canna* zeigten die ersten aufgefundenen Stadien vier oder fünf sich färbende Lamellen, ausser dem Kerne (Fig. 44, Taf. II). Der Rand steht in derselben Beziehung zu ihnen, wie in den vorhergehenden Fällen; er ist am breitesten an der Basis, wo er den Leukoplast berührt; letzterer enthält ein nadelförmiges Krystalloid und ist daher halbmondförmig.

Die jungen Stärkekörner in den Milchröhren der Sprossgipfel von *Euphorbia splendens* waren in den frühesten beobachteten Stadien stets ungefärbt und hatten schon ovale Form. Der erst etwas später erscheinende Kern wird durch einen Streifen anstatt eines runden farbigen Fleckes angezeigt (Fig. 3, Taf. I). Schichtung wird nicht deutlich sichtbar, bis sich die späteren Lamellen angesetzt haben, die den vorher stabförmigen Körnern die wohlbekannte Hantelform geben (Fig. 2, Taf. I).

Man wird finden, dass diese Resultate vollkommen mit Nägeli's Aussage, mit der Schimper einverstanden ist, übereinstimmen. Soweit die Färbung irgend einen Anhaltspunkt giebt, sind in allen Fällen die jüngsten Körner zunächst dicht und homogen und die Lamellen erscheinen wie beschrieben wurde, während der Randtheil des Kornes durchaus dicht und homogen bleibt.

Bevor wir diese Thatsachen besprechen oder es versuchen, irgend eine Folgerung aus denselben zu ziehen, wollen wir untersuchen, ob gefärbte Präparate die Annahme einer grösseren Dichtigkeit der äussersten Schicht bei älteren Stärkekörnern im Allgemeinen unterstützen. Körner, die noch wachsen, oder die ihre volle Grösse erreicht haben, sollen für diese Prüfung gewählt werden, nicht solche, die in der Auflösung begriffen sind.

In Körnern mittlerer Grösse der Kartoffel, die dem Anscheine nach in jeder Beziehung normal, und die entweder mit Eisenhämatoxylin oder nach dem Silbernitrat-Verfahren gefärbt waren, wurde es gleich offenbar, dass ein ziemlich breiter Randtheil des Kornes farblos bleibt und kein Anzeichen von geschichteter Structur giebt (Fig. 25 u. 41, Taf. II).

In Stärkekörnern von *Adoxa*, die in einer langen Reihe successiver Präparate studirt wurden, trat der farblose Rand ebenfalls als beständige Eigenthümlichkeit auf, die in kleinen Körnern ebenso

deutlich hervortrat, wie in denen des grössten Umfanges (Fig. 37, Taf. II).

Es fand sich auch, dass die Stärkekörner von *Phajus* in allen Stadien des Wachsthums einen farblosen Rand besitzen, der gewöhnlich an der Basis, wo er mit dem Leukoplast in Berührung kommt, am breitesten sich zeigt. Zu gleicher Zeit ergab hier und da das Vorhandensein einer sich färbenden Lamelle ganz nahe beim hinteren Ende des Kornes, dass, wenigstens in einzelnen Fällen, die Differenzirung der Lamellen dem Ansatze derselben gleich nachfolgen kann.

Bei *Canna* tritt der an jungen Körnern so auffallende Rand ebenso deutlich an Körnern mittlerer Grösse hervor. In ausgewachsenen Körnern war im Gegentheil in zahlreichen Fällen ein ungefärbter Rand nicht vorhanden; einige der am tiefsten gefärbten Lamellen befanden sich sogar ganz in der Nähe der Basis des Kornes. Hier haben wir eine sofort in die Augen fallende Ausnahme von dem, was in vorhergehenden Fällen eine normale Eigenthümlichkeit der Structur zu sein schien. Sorgfältige Untersuchung zeigt, dass die letzte der sich färbenden Lamellen nicht die überhaupt letzte Lamelle war, sondern dass eine darauffolgende, die so schmal ist, dass sie nur mit Schwierigkeit gesehen werden kann, die wirkliche Basis einnimmt.

Dodel[1]) bemerkt, dass in *Pellionia* der zuletzt gebildete Theil des Kornes, der noch theilweise vom Chloroplast bedeckt ist, ungeschichtet erscheint.

Binz[2]) fand, dass in einem Falle, der von drei Körnern von *Pellionia*, die in derselben Zelle vorkamen, die Lamelle an der Basis eine wasserreiche zu sein schien, aber seiner eigenen Bemerkung nach mag diese Erscheinung täuschend gewesen sein.

Im Falle von zusammengesetzten Körnern nimmt die Entwickelung der Lamellen in jedem der Theilkörner denselben Verlauf, wie in einem einfachen Korne. Sowie sich die Spalte verschmälert, welche die zu einem Ganzen vereinigten Körner trennt, wird die Plastide herausgepresst und die Körner kommen mit den flachgedrückten Basen in Berührung (Fig. 6, Taf. I). Wenn nun gemeinsame Lamellen aufgelagert werden, so hören die Theilkörner

1) l. c., p. 276.
2) l. c., p. 41.

auf farblose Ränder zu besitzen, aber ein allgemeiner Rand begrenzt nun das ganze Korn.

Der Rand ist als farblos erwähnt worden; dies ist aber keineswegs immer der Fall und so wäre dieser Erscheinung, ausgenommen dass sie als Zeichen grösserer Dichtigkeit gelten muss, keine grosse Bedeutung beizumessen. Das wichtigste Kennzeichen des Randes ist aber die Abwesenheit geschichteter Structur in demselben. In einer ziemlichen Anzahl von Präparaten, die nach dem Gentiana Orange-Verfahren gefärbt wurden, zeigte sich der Rand und die dichten Lamellen von Orange tingirt. Ebenso in Präparaten, in denen man auf das Verfahren die Behandlung mit Eosin oder Ruthenium folgen liess; sie erschienen alsdann roth, während sich die Gentiana-Färbung auf die wasserreicheren Lamellen beschränkte (Fig. 35 u. 36, Taf. II). Kurz, wenn der Rand überhaupt gefärbt ist, stimmt er in der Färbung mit den dichten Lamellen überein; jedoch ist er gewöhnlich heller und dürfte daher noch grössere Dichtigkeit als die letzteren besitzen.

Es scheint daher, dass in wachsenden Körnern ein Randtheil verschiedener Breite gleichförmig dicht ist, während in Beziehung auf ausgewachsene Körner der Beweis weniger entscheidend ist.

Es ist rathsam zu erforschen, ob dieser specielle Charakter des Randes, anstatt ein wirkliches Kennzeichen der Stärkekörner zu sein, nicht durch die Art der Präparation herbeigeführt sein könnte. Die Möglichkeit, die sich darbot, war dreifach:

1. Veränderung der Oberfläche als Resultat der Zusammenziehung, herbeigeführt durch Behandlung mit Alkohol;
2. Veränderung der Oberfläche durch die Wirkung der Fixirungsflüssigkeiten, die man gebraucht hat;
3. Entfärbung der Oberfläche als Resultat des Auswaschens.

Es ist nothwendig die Möglichkeit zu besprechen, dass die Structur der Körner von der Behandlung mit absolutem Alkohol beeinflusst werden könnte. Es ist eine wohlbekannte Thatsache, dass Entwässerung das Zusammenschrumpfen der Körner verursacht, und dass in Folge dessen die Lamellen weniger deutlich werden.

Alle Beobachter stimmen darin überein, dass die Erscheinung von Spalten und Rissen als ein Zeichen von Zusammenziehung angenommen werden kann. Meyer bemerkte, das „Jede Wasserentziehung oder stärkere Wasseraufnahme radiale, kanalförmige, äusserst feine, kaum sichtbare oder auch stärkere, deutlich sichtbare Risse

hervorbringt“ [1]), und weiter, dass „Die beim Eintrocknen entstehenden Spannungen besonders stark sein müssen und leicht durch Spaltenbildung beantwortet werden können“ [2]). Es ist kaum nöthig zu bemerken, dass die Erscheinung der Spalten und Risse schon an sich selbst ein Zeichen ist, dass die Peripherie des Kornes sich weniger stark zusammenzieht als das Innere, was sich nur durch die Annahme der grösseren Dichtigkeit der Peripherie erklären lässt. Wenn dichte und wässerige Lamellen ziemlich gleichmässig im ganzen Korn vertheilt wären, so würde die Zusammenziehung gleichmässig sein. Deshalb war die Frage aufzuwerfen, ob einer von der Wirkung des Alkohols herrührenden Contraction bei dem entwässerten Material Rechnung zu tragen sei. Es scheint, dass wir die Wahrscheinlichkeit zugeben müssen, dass ein gewisser Grad von Zusammenziehung mit dieser Präparationsmethode unzertrennlich verbunden ist. Wenn man jedoch diesen Umstand als eine beständige Quelle des Irrthums anerkennt, so kann man die Fehler vermindern oder gänzlich verhindern. In allen Fällen habe ich der möglichen Zusammenziehung Rechnung getragen, wenn die Körner eine vom Kern ausgehende Längsspalte, Sprünge an der Oberfläche oder strahlenförmige Risse im Innern zeigten. Aber die Erscheinung des farblosen Randes kann nicht allein, auch nicht grossentheils, der Contraction zugeschrieben werden.

Da Pikrin-, Osmium- und andere Säuren leicht die organische Substanz angreifen, machte ich Controlpräparate, indem ich Material mit absolutem Alkohol fixirte. Die Erhaltung der Plastiden war nicht so befriedigend, aber die Körner besassen den farblosen Rand wie zuvor.

Es bedurfte nur weniger Beobachtungen, um sich zu überzeugen, dass der farblose Rand nicht von der Entfärbung der Peripherie herrührt. Wenn dies der Fall wäre, so würde der Rand viel weniger scharf markirt sein und würde keine Beziehung zum Verlauf der Schichtung zeigen.

Thatsächlich stimmen die meisten Forscher darin überein, gleichmässige Dichtigkeit des jungen Kornes und stärkeren Widerstand des peripherischen Theiles älterer Körner anzunehmen. So findet Binz [3]) bei *Pellionia*, „das allererste Auftreten der Stärke

1) Meyer, Zu der Abhandlung von G. Krabbe. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1886.

2) Untersuchungen über die Stärkekörner, p. 239.

3) l. c., p. 73.

macht sich als kleines Pünktchen im Leukoplasten bemerklich; dasselbe färbt sich mit Jod, zuerst nur schwach röthlich, in einem späteren Stadium rothviolett und dann schwarz". In der dichteren Schicht, welche diesen wässerigen Kern umgiebt, zeigt sich dann eine wässerige Lamelle, wie sie Schimper beschreibt. Ich machte eine ähnliche Beobachtung an den Stärkekörnern an der Spitze einer Speicherschuppe von *Adoxa*. Die Schnitte wurden in einem Tropfen Wasser, in das ein kleines Krystall von Jod gelegt worden, studirt. Durch dieses Mittel erhält man eine sehr schwache Jodlösung, und Färbung tritt nach und nach ein. Im Falle kleiner Körner nahe an dem Wachsthumspunkt, wird Färbung zuerst in der Mitte bemerkbar, d. h. im Kerntheile, und der Rand behält eine schwächere Farbe, wie es auch die Lamellen an der Basis älterer Körner thun.

Strasburger bemerkt von den Körnern von *Phaseolus:* „Den resistentesten Theil des Kornes bildet auch in diesem, wie in allen anderen Fällen, wo es sich um fertige Körner handelt, die Oberfläche". Er findet, dass die in der Makrospore von *Marsilia* enthaltenen Körner sich an ihrer Oberfläche heller als im Innern färben. Auch bei den wachsenden Stärkekörnern in den Markstrahlzellen der Coniferen färbt sich der Rand mit Jod heller als die inneren Theile, ganz junge Stärkekörner in ihrer ganzen Masse hell . . . Zu der widerstehenden Natur der Oberfläche des Stärkekornes und der geringeren Dichtigkeit des Innern findet er eine Parallele bei der Zellmembran.

Meyer scheint zuerst derselben Ansicht gewesen zu sein. So schreibt er von „der Dichtigkeit junger Stärkekörner und der im Vergleiche dazu sehr geringen und successiv nach innen zu abnehmenden Dichtigkeit alter Stärkekörner". Weiter spricht er von der Stärkesubstanz, wie sie vom Leukoplast ausgeschieden wird, als „stets von fast gleicher Beschaffenheit"[1]). Seine Theorie in Bezug auf Schichtung bewog ihn in der Folge, eine Ausscheidung der Stärkelamellen, sowie sie sich auch später zeigen, zu vermuthen, und obgleich er in seinem letzten Werke zugiebt, dass „viele Stärkekörner innen lockerer gebaut sind als aussen"[2]), gelingt es ihm doch nicht irgend einen Randtheil des Kornes zu finden, der besondere Eigenschaften hätte, ausgenommen in einzelnen Fällen in Körnern von ruhenden Kartoffelknollen[3]). Daher spricht er sich

1) Meyer, Ueber die Structur der Stärkekörner. Botan. Zeitung 1881, p. 841.
2) l. c., p. 206.
3) l. c., p. 149.

entschieden gegen Nägeli's Angabe aus, dass das wachsende Korn immer eine dichte Rinde habe, da er, nach der Untersuchung von Kartoffelkörnern verschiedenen Alters, keine Gleichförmigkeit in dieser Beziehung findet. In einigen dieser Körner nahm eine verhältnissmässig dichte, in anderen eine verhältnissmässig wasserreiche Lamelle die Peripherie ein[1]). Weiter bestreitet Meyer Nägeli's Behauptung, dass junge Körner zuweilen bis zu einer gewissen Grösse vollkommen homogen bleiben[2]). Er bemerkt, dass Kern und Lamellen in jungen, dem Anschein nach homogenen Körnern in Wirklichkeit vorhanden sind, da sie oft durch ein Mittel, das leichtes Quellen verursacht, sichtbar gemacht werden können[3]).

c) Beziehung der vorhergehenden Beobachtungen zu den Angaben anderer Forscher.

Bei meiner Untersuchung über das erste Auftreten der Stärkekörner bemühte ich mich zu sehen, inwieweit meine Beobachtungen mit denen anderer Forscher in Uebereinstimmung gebracht werden könnten. Der Mangel an Uebereinstimmung wirkte zuerst verwirrend, konnte aber theilweise dadurch erklärt werden, dass dieselben Erscheinungen verschiedene Deutungen zulassen.

Strasburger beobachtete die Entwickelung der Stärkekörner in den Makrosporen von *Marsilia* und in Zellen der Markstrahlen von *Pinus*. In beiden Fällen sah man, dass die Körner in den Maschen des Plasmanetzes entstehen; „besonders differenzirte Stärkebildner fehlen". Ich finde, dass im Stadium, in dem bloss der Kerntheil des jungen Kornes durch das Methylviolett oder irgend eine andere Färbungsflüssigkeit gefärbt ist und mit einem verhältnissmässig breiten, farblosen Rand umgeben ist, die Erscheinung der Art ist, dass sie den Anschein der Bildung von Stärkekörnern in Vacuolen erweckt. Es ist nichts vorhanden, was vermuthen lassen könnte, dass der farblose Rand wirklich Stärkesubstanz sei; er erscheint genau wie eine Höhlung im Cytoplasma. Die Gründe, die mich darauf brachten, dessen wahre Natur zu erkennen, sollen in Kurzem erwähnt werden. Dieselben Bemerkungen beziehen sich

1) l. c., p. 155, 156.
2) l. c., p. 154.
3) Meyer, Ueber die Structur der Stärkekörner, p. 844.

auf Belzung's[1]) Beobachtung, dass im Keimling von *Pisum*, *Vicia*, u. s. w. die Stärkekörner in den Maschen des netzförmigen Cytoplasma entstehen.

Mikosch[2]) beobachtete die Entstehung der Stärkekörner in einer jungen Kartoffelknolle. Er fand Leukoplasten in den Zellen, die unter der Korkschicht liegen. Der Stärkebildner stellt da eine elliptische Blase vor, welche dünnwandig ist; nur an einem Pole ist die Wand breiter und dichter; am entgegengesetzten Pol sitzt das Stärkekorn; dasselbe ragt in den Hohlraum hinein, ohne ihn ganz auszufüllen; zwischen dem Stärkekorn und der Hauptmasse des Leukoplasten liegt ein mehr oder weniger breiter Zwischenraum, mit der Muttersubstanz für das Korn erfüllt. Da dieser Raum häufig übersehen wird, so hat man den Eindruck, als ob ein kappenförmiger Stärkebildner dem Stärkekorn aufsitzen würde.

In diesem Falle ist, in Bezug auf das, was der Verfasser sagen wollte, kein Zweifel vorhanden, da er sich Körner, die denen, welche ich dargestellt habe (Fig. 17, Taf. I, Fig. 29, Taf. II), ähnlich sind, vorstellt. Was Mikosch für einen mit Muttersubstanz gefüllten Raum nimmt, ist in Wirklichkeit der farblose Rand des jungen Kornes. Ich will mich bemühen, in Kürze zu zeigen, dass die Ansicht von Mikosch nicht annehmbar ist. Endlich sind Eberdt's[3]) Körnchen, die sich nach und nach durch einen im Centrum anfangenden Vorgang in Stärke verwandeln, die Stärkekörner in ihrem jüngsten Zustande, während sie noch dicht und homogen sind.

Ein entscheidender Grund kann dafür gegeben werden, dass der farblose Rand des Kornes nicht als eine mit flüssiger oder halbflüssiger Substanz gefüllte Höhlung angesehen werden muss. Ein Bläschen, von einem elastischen Häutchen begrenzt, ausgedehnt von Flüssigkeit, in der ein solider Körper enthalten ist, würde sich der Art anpassen, dass es den soliden Körper gleichmässig umgeben würde; das Stärkekorn würde nicht ohne Ausnahme am Ende

---

1) Belzung, Nouvelles recherches sur l'origine des grains d'amidon et des grains chlorophylliens. Ann. des Sc. Nat., 1891.

2) Mikosch, Ueber lie Entstehung der Chlorophyllkörner. Sitzungsber. d. Wiener Akad., 1885.

3) Eberdt, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Stärke. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXII.

vorkommen. Es liegt der Gedanke schon näher, dass der Rand aus freien Stärkemolekülen bestehen könnte, die noch nicht im festen Zustande sind, gelöste noch nicht auskrystallisirte Amylose. Die Theile zusammengesetzter Körner berühren sich immer vermittelst flacher Grundflächen, und es schien, dass diese Verflachung der Basen gegenseitigem Drucke, während sie sich noch in halbflüssigem Zustande befinden, zuzuschreiben ist. Nach einigem Nachdenken kam ich jedoch zu dem Schluss, dass dies bloss die Wirkung von Druck auf die Plastide sein kann, da durch beständigen Absatz von Stärke der Raum zwischen den Körnern enger wird. Ich fand, dass die kleinsten, ungefärbt bleibenden Körner doch doppelt lichtbrechend sind, und dass dasselbe von dem farblosen Rand grösserer Körner gilt. So kam ich zum Schluss, dass der Rand, weit entfernt davon, ein mit Flüssigkeit gefüllter Raum zu sein, einen Theil des soliden Stärkekornes, und, aller Wahrscheinlichkeit nach, den dichtesten Theil darstellt.

d) Bedeutung des Randes.

Zunächst kann die Frage gestellt werden, welcher Grad von Wichtigkeit dem Vorkommen dieses dichteren peripherischen Theiles zugeschrieben werden muss. Wir haben gesehen, dass in excentrischen Körnern jede der wasserreicheren Lamellen nach der Mittellinie des Kornes zu, d. h. nach dem untersten Theil der Biegung zu, am breitesten ist, sowie es vorrückt sich verschmälert, weniger leicht sichtbar wird, und oft auskeilt ohne den Kern zu umschliessen. Dies an sich selbst würde genügen, um dem axilen Theil des Kornes wässerige Beschaffenheit zu geben.

Es ist jedoch offenbar, dass die wasserreicheren Lamellen, welche am Rande aufzuhören scheinen, in Wirklichkeit um den Kern herumlaufen, aber dass von einem gewissen Punkte an der Farbstoff sie nicht mehr unterscheidbar macht. Das mag daher rühren, dass sie zu schmal geworden sind, um weiter verfolgt werden zu können, oder weil sie nach und nach ihre wässerige Beschaffenheit verloren haben. In Körnern der Kartoffel (Fig. 28, Taf. II), wo sich die Schichtung besonders gut zeigt, kann man sehen, dass die Lamellen jeder Serie, in der Anzahl von acht oder zehn, ihre Individualität verlieren, in dem Maasse, als sie sich nach dem vorderen Ende des Kornes zu verschmälern und einen einzigen dichten Lamellencomplex bilden, der über den Kern hinüberreicht. Nur

die schärfer markirten der wässerigen Lamellen behalten ihre Individualität durchaus. In ähnlicher Weise ist auch die Dichtigkeit der relativ nicht wässerigen Lamellen im axilen Theile des Kornes am geringsten, und nimmt gleichzeitig mit der Verschmälerung gegen den Rand hin zu.

Offenbar ist aber der Rand nicht allein der grössten Dichtigkeit der schon unterscheidbar gewordenen Lamellen zuzuschreiben. Meine Beobachtungen zeigten, dass er in jungen Körnern, d. h. in solchen, von denen wir vermuthen können, dass sie schnell wachsen, verhältnissmässig breit ist, während er in ganz ausgewachsenen Körnern manchmal schmal oder vielleicht nicht vorhanden war. Das scheint anzudeuten, dass dessen Breite mit dem wechselnden Zuflusse von Nahrungsstoff zu- oder abnehmen kann, und dass er ganz verschwinden kann, sowie das Korn in einen ruhenden Zustand kommt. Es fragt sich nun, ob geschichtete Structur wirklich in dem Rand vorhanden ist, der dem Anschein nach structurlos ist. Ich glaube, dass wir annehmen müssen, dies sei der Fall. Der farblose Randtheil ist oft zu breit, um eine einzige Lamelle vorstellen zu können; anderentheils könnte man ihn sich leicht als aus vielleicht zwei oder drei Lamellen bestehend vorstellen, letzterer ähnlich, die den Farbstoff annimmt. Der Rand folgt immer dem vorhergehenden Verlauf des Ansatzes; wo die letzen Lamellen umgebogen sind, zeigt er dieselbe Biegung (Fig. 12, Taf. I.). Ich glaube deshalb, dass er oft mehrere potentielle wässerige Lamellen enthält. Alle Umstände, die ich beobachtet habe, würden mit der Ansicht übereinstimmen, dass die Lamellen als solche erst sichtbar werden, wenn sie nach innen vorrücken, d. h. wenn sie durch frischen Ansatz von der Oberfläche entfernt werden. Vielleicht könnten wir sagen, dass die wirkliche Structur des Kornes in einigen Fällen früher als in anderen hervortritt. Binz[1]) bemerkt, dass bei *Pellionia* keine Art von Behandlung die Schichtung sichtbar machen kann, bis das Korn bedeutende Grösse erreicht hat, aber er ist der Meinung, dass es sich doch um eine Eigenthümlichkeit der Structur handeln möchte, die sichtbar wird, wenn das Korn Wasser aufnimmt. Eine Thatsache ist offenbar in dem Umstande zu erblicken, dass wir in alten Körnern von *Canna* und von *Phajus* einige der am stärksten sich färbenden Lamellen ganz nahe an der Basis des Kornes gefunden haben. Die Unterscheidbarmachung wässeriger

1) l. c., p. 39.

Lamellen ist nicht, wie Nägeli und Schimper es dachten, eine Folge der Spannung, die von aufeinander folgenden Schichten ausgeübt wird. Wenn dies so wäre, so würde das Sichtbarwerden der Schichten allmählich vor sich gehen und wir würden nicht einige der wässerigsten Lamellen ganz nahe an der Basis finden.

e) Zeigen die Lamellen, abgesehen von diesen Fällen, gewöhnlich eine stets abnehmende Dichtigkeit, begleitet von einem zunehmenden Wassergehalt, sowie sie nach innen rücken?

Strasburger's Bemerkungen über diesen Punkt wären hier zu erwähnen: „Wir haben gesehen", schreibt er, „dass bei fortwachsenden Membranen die innersten, an den Zellinhalt grenzenden Lamellen sich anders als die vom Zellinhalt abgeschlossenen verhalten. Im Allgemeinen nimmt jede Lamelle, nachdem sie von anderen überdeckt worden, an Lichtbrechungsvermögen ab. Dieses hängt mit einer Zunahme des Wassergehaltes zusammen. So auch bei Stärkekörnern. Die von aussen apponirten Schichten werden schwächer lichtbrechend und wasserreicher in dem Maasse, als sie sich von der Oberfläche des Kornes entfernen, gleichzeitig tritt eine dunklere Färbung derselben mit Jod ein. Diejenigen Theile des Stärkekornes hingegen, die nicht weiter wachsen, denen somit keine neuen Schichten apponirt werden, behalten ihre ursprüngliche Dichte, ja ihre Dichte nimmt mit dem Alter noch zu. So zeichnet sich das vordere zugespitzte Ende der stark excentrischen *Phajus*-Stärkekörner durch besondere Dichte aus; es repräsentirt den ältesten Theil des Kornes, der dem Einflusse des umgebenden Mediums ausgesetzt war. Auf die wachsenden Stärkekörner macht sich somit der Einfluss der Umgebung in der Art geltend, dass Lamellen, die demselben entzogen werden, an Wassergehalt gewinnen, Lamellen, die ihm dauernd ausgesetzt sind, besondere Dichte erreichen."

Strasburger zeigt dann, dass bei steigendem Wassergehalt die Tendenz der äusseren Lamellen zur Dehnung zunimmt und dass sie folglich einen zunehmenden Zug auf die inneren Lamellen ausüben. Dadurch wird die Wassereinlagerung in denselben begünstigt, auch werden die Dehnungen, deren Existenz von Nägeli anerkannt wurde, erklärt. Er bemerkt weiter, dass eine regelmässige Zunahme an Wassergehalt, von aussen nach innen zu, nur in centrisch gebauten Körnern bemerkbar ist, oder solchen excentrisch gebauten,

die bis zuletzt einzelne vollständige Lamellen bilden, nicht in excentrisch gebauten Körnern mit ganz einseitigen Lamellen. So ist bei *Phajus* in dem einseitig gebauten Theile der Stärkekörner eine regelmässige Zunahme des Wassergehaltes von den jüngeren gegen die älteren Theile nicht zu constatiren, da in diesem Falle der tangentiale, von den jeweilig äussersten Lamellen geübte Zug schon in geringer Tiefe unwirksam werden wird[1]).

Meine eigenen Beobachtungen beweisen, dass es ausserordentlich schwer ist, eine gleichmässige und progressive Abnahme der Dichtigkeit des Kornes von der Oberfläche nach dem Innern zu constatiren. Das kommt vielleicht theilweise von dem Umstande her, dass ich beinahe ohne Ausnahme Körner excentrischer Art beobachtet habe, in denen, wie Strasburger gezeigt hat, keine solche progressive Zunahme an Wassergehalt zu erwarten ist. Im Grossen und Ganzen scheint der Rand der dichteste und der Kern der weichste Theil des Kornes zu sein. Wenn wir von den dichteren Lamellen absehen, da der Unterschied zwischen denselben in Beziehung auf den Wassergehalt nur gering zu sein scheint, so finden wir, dass die Tiefe der Färbung der weichen Lamellen das beste Zeichen ihrer relativen Wassereinlagerungsfähigkeit zu geben scheint. In vielen Fällen, besonders in solchen, wo das Wachsthum nicht von Lösungsperioden unterbrochen worden ist, zeigen die sich färbenden Lamellen eine allmähliche und ziemlich gleichmässige Zunahme an Tiefe der Färbung, sowie wir vom hinteren nach dem vorderen Ende des Kornes vorrücken. Anderentheils ist die Reihenfolge oft von der unregelmässigen Erscheinung einer stärker sich färbenden Lamelle unterbrochen. Bei Körnern, die unter weniger gleichmässigen Bedingungen gewachsen sind, bei denen Perioden von Ansatz mit Perioden theilweiser Auflösung abgewechselt haben, ist die Vertheilung der am tiefsten sich färbenden Lamellen so regellos, dass sie jeden Versuch der Aufstellung einer allgemeinen Regel unmöglich macht. Man muss jedoch nicht vergessen, dass die Breite einer tief sich färbenden Lamelle oft auf der Existenz mehrerer schmaler, ungewöhnlich nahe aneinander liegender Lamellen beruht. Durch stärkere Vergrösserung kann die breite Lamelle oft in ihre Bestandtheile zerlegt werden.

Die Silbernitratmethode lässt die wechselnde Dichtigkeit der verschiedenen Theile des Stärkekornes auf's deutlichste hervortreten.

---

1) Strasburger, Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882.

Die Färbung wechselt vom Dunkelbraun der wasserreichsten Lamellen durch Röthlichbraun zum Blassgelb der dichtesten. Körner von *Adoxa* zeigen in einem typischen Präparat eine stete Zunahme an Dichtigkeit, sowie man vom Kern nach dem hinteren Ende vorrückt. Ausnahmsweise wurde ein anderer Typus beobachtet, in dem der Kern mit den Lamellen, die ihn umgaben und die zusammen gewiss die Hälfte des Kornes bildeten, sich wasserreich zeigte, während der Rest des Kornes verhältnissmässig dicht war (Fig. 39, Taf. II). Alle Körner desselben Präparates, d. h. desselben Schuppenblattes oder Theiles des Rhizoms, theilten diese Eigenthümlichkeit. Der vordere, wasserreiche Theil des Kornes ist von einer deutlich markirten, sich färbenden Lamelle begrenzt, die unmittelbar von einer solchen gefolgt wird, deren hellgelbe Färbung sie als eine mehr als gewöhnlich dichte anzeigt. Diese stark hervortretende Lamelle bezeichnet vielleicht den ersten neuen Anschluss an das Korn nach einer Periode der Auflösung. Die darauf folgenden Lamellen gehen der Breite nach in den Rand über, der, wie es dessen blasse Farbe anzeigt, am allerdichtesten ist. Die unvollkommenen wässerigen Lamellen werden von röthlichbraunen Streifen angezeigt, die nach dem hinteren Ende des Kornes zu blasser werden und dort endlich erlöschen, indem sie einen Rand an der Basis hinterlassen. In diesem Falle ist, wegen des schon erwähnten plötzlichen Ueberganges, keine stete Abnahme an Dichtigkeit in der Richtung nach dem Innern des Kornes zu bemerken. Diese Tendenz, eine markirte wasserreichere Lamelle, unmittelbar von einer ungewöhnlich dichten folgen zu lassen, war auch in Körnern von *Adoxa*, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt worden, bemerkbar (Fig. 37, Taf. II). Ich bin nicht im Stande, dieses anders als durch die obige Vermuthung zu erklären.

Bei *Phajus* sind die sich färbenden Lamellen fein, zahlreich, und im Ganzen annähernd gleichmässig, wenn auch in ziemlich engen Grenzen wechselnd. Wie es Strasburger gezeigt hat, ist keine gleichmässige und progressive Abnahme an Dichtigkeit beim Vorrücken nach innen wahrzunehmen. Dasselbe lässt sich auch von den Körnern von *Canna* sagen, bei denen in manchen Fällen die wasserreichen Lamellen vollkommen regelmässig gleich weit von einander entfernt und gleichmässig gefärbt sind.

In gutgewachsenen Körnern von *Pellionia* haben die am tiefsten sich färbenden Lamellen die Neigung, in der vorderen Hälfte des

Kornes vorzukommen; obgleich es gewöhnlich nicht diejenigen sind, welche den Kern unmittelbar umgeben.

Bei Körnern der Kartoffel ist, wie Meyer bemerkt hat, die Vertheilung der dichteren und der minder dichten Lamellen äusserst unregelmässig. Es scheint, dass der vordere Theil des Kornes in gleichmässigerer Weise wasserreicher ist als der Rest, obgleich eine hintere Lamelle sich unter Umständen am allertiefsten zu färben vermag.

In Körnern von *Adoxa* sind die weichen Lamellen gleichmässiger gefärbt und weniger regellos in ihrer Vertheilung als in Körnern der Kartoffel. Ausserdem wird die Schichtung nicht so früh excentrisch.

In den meisten Fällen ist der Uebergang vom geschichteten Theil des Kornes zum Rand an der Basis ein allmählicher, da jede der wasserreicheren Lamellen am hinteren Ende des Kornes schwächer angezeigt ist, als die vorausgehende; die allerletzte, welche gerade vor dem Rande kommt, am allerschwächsten. So können wir im Allgemeinen sagen, dass eine progressive Abnahme an Dichtigkeit der Lamellen stattfindet, sowie sie sich von der Oberfläche entfernen.

f) Meyer's Ansichten über Schichtung.

Während Nägeli und Schimper sich vorstellten, dass Schichtung eine nachträglich eintretende Erscheinung sei, die von Spannungen im ursprünglich homogenen Korn herkäme, betrachtet Meyer dieselbe als eine ursprüngliche Erscheinung, bedingt durch Unterschiede in der Art der Auflagerung. „Es sind Schwankungen, die in dem Zustande der Mutterlauge, des Chromatophors, eintreten, welche die Schichtung der Stärkekörner bedingen. Es geht das mit Sicherheit bei Vergleichung der Biologie der Pflanzentheile, welche gewisse Stärkekörner beherbergen, mit den in diesen Stärkekörnern entstehenden Schichten hervor“ [1]). „Da die Zufuhr des Krystallisationsmaterials der Stärkekörner in den meisten Fällen periodischen Schwankungen unterworfen ist, so müssen die Körner in den meisten Fällen von vornherein aus Schichten wechselnder Dichtigkeit aufgebaut werden“ [2]). „Im Allgemeinen ist die Form

1) l. c., p. 242.

2) Meyer, Ueber die Structur der Stärkekörner, p. 843.

der Schichtung eines Stärkekornes entweder allein von den während seines Wachsthums vorgekommenen Schwankungen in der Zufuhr des Krystallisationsmaterials und der Form, welche die Mutterlauge, das Chromatophor, während des Wachsthums besass, oder von diesen Factoren und den durch die Lösung periodisch und mehr oder weniger oft hervorgebrachten Formveränderungen des Stärkekornes abhängig"[1]).

Als einen specifischen Fall, in welchem eine Beziehung zwischen den Bedingungen des Ansatzes und der daraus entspringenden Stärkelamelle entdeckt werden kann, erwähnt Meyer die erste Schicht, welche den Ueberrest eines in Lösung begriffenen Kornes bekleidet, wenn nach einer Periode der Auflösung veränderte Umstände die Bildung von Stärke wieder begünstigen. Dieser Lamelle, die am Rande angegriffener Körner vorkommt, giebt Meyer den Namen „Lösungsschicht", da sie nach einer Periode starker Lösung erscheint. Diese erste Schicht soll dünn und locker sein, weil die Stärkebildung erst unregelmässig und langsam beginnt[2]). Weiter berichtet er über „die allerweichsten Schichten, die nach einer Lösungsperiode entstehen"[3]). Meyer spricht sich nicht immer ganz klar über die Natur dieser Lamelle aus, da er sie an einer anderen Stelle als „eine breite, helle oder weniger dichte Schicht" bezeichnet[4]). Nach Schimper[5]) soll die Lösungsschicht glänzend und stark lichtbrechend sein. Binz[6]) sagt dasselbe aus. Die Frage erscheint demnach noch nicht endgültig beantwortet.

Ich habe keine specielle Untersuchung der Stärkekörner vom Standpunkte der Biologie gemacht. Einige Punkte wurden jedoch festgestellt, die mit Meyer's Aussagen in Einklang stehen. Im Anfange des Frühlings bildet *Adoxa* neue Speichersprosse, die sich rasch mit Stärke füllen, allem Anschein nach auf Kosten der in dem älteren Theile des Rhizoms enthaltenen Körner. Stärkekörner, die in solcher Weise auf Kosten gelöster älterer Körner entstehen, werden unter gleichförmigeren Umständen, was den Zufluss von aufgelösten Kohlehydraten betrifft, erzeugt, als diejenigen, deren Bildung von der assimilativen Thätigkeit der Laubblätter abhängt.

1) l. c., p. 246.
2) l. c., p. 242—244.
3) l. c., p. 128.
4) Meyer, Ueber die Structur der Stärkekörner, p. 862.
5) l. c., II, p. 185.
6) l. c., p. 51.

Uebereinstimmend mit dieser Thatsache fand ich, dass sie einen viel zarteren und regelmässigeren Typus der Schichtung besitzen, als derjenige, der in Körnern vom älteren Theile des Rhizoms bemerkbar ist. Die grobe Schichtung der letzteren scheint bedeutende Unterschiede im Zuflusse stärkebildenden Stoffes, wahrscheinlich von wiederkehrenden Perioden theilweiser Lösung begleiteten Wachsthums, anzuzeigen.

Es ist bekannt, dass Blätter, die mit Zucker ernährt werden, diesen zur Bildung von Stärke benutzen. Es schien, dass durch die Anwendung von Boehm's [1]) Methode, aber unter wechselnden Umständen, Meyer's Theorie von der Beziehung der Schichtung zu den Schwankungen der Stoffzufuhr geprüft werden könnte. Es war nothwendig, eine Pflanze zu finden, die leicht Stärkekörner von genügender Grösse liefert, um die Natur der Schichtung klar zu zeigen. Nach zahlreichen Versuchen wählte ich *Pellionia* als die passendste. Die Pflanze wurde im Dunkeln gelassen, bis sich herausstellte, dass die jüngeren Blätter stärkefrei waren; viel längere Zeit ist nöthig, um auch die älteren Blätter zu entleeren. Die abgeschnittenen Blätter wurden dann mit den Stengeln in eine Glykoselösung gesetzt. Die letztere wandte ich in zwei verschiedenen Concentrationsgraden an, nämlich ein- und fünfprocentig. Der Theorie nach würden Stärkekörner, die unter gleichmässigen Umständen auf Kosten einer Zuckerlösung von constanter Concentration erzeugt werden, der Schichtung entbehren. Jedoch waren die gebildeten Stärkekörner in keinem Falle ohne Schichtung, und überdies gelang es mir nicht, irgend einen Zusammenhang zwischen der Art der Schichtung und den absichtlich veränderten Bedingungen zu finden. Die von einer fünfprocentigen Glykoselösung bei einer gleichmässig hohen Temperatur gebildeten Körner waren, wie man vermuthet hätte, grösser und zahlreicher als diejenigen, die sich in Blätter bildeten, die man alle 2 Tage in eine einprocentige Glykoselösung gebracht oder einer entschieden niedrigeren Temperatur aussetzte. Doch ich möchte aus diesen Befunden noch keine weitgehenden Schlüsse ziehen.

Ich habe schon die Lamelle oder den Lamellencomplex erwähnt, die von Meyer Lösungsschicht genannt wurde, und die den ersten erneuten Ansatz an den corrodirten Kornrest nach einer Periode der Lösung darstellt. Um zu constatiren, ob dieselbe wirklich

1) Josef Boehm, Ueber Stärkebildung aus Zucker. Botan. Zeitung 1885.



constanter Natur sei, habe ich deren Aussehen in einer Anzahl von Präparaten beobachtet. Wie Meyer es gezeigt hat, rückt die Plastide gewöhnlich von ihrer Stelle an die Seite des corrodirten Kornes. Erneuter Ansatz findet deshalb auf einer Fläche statt, die sich annähernd in rechtwinkliger Lage zu derjenigen der vorhergehenden Lamellen befindet. Körner dieser Art finden sich häufig in älteren Theilen der Sprosse von *Pellionia*. Der secundäre Theil des Kornes wird einseitig an den corrodirten Rest des ursprünglichen Kornes gelegt (Fig. 1 u. 13, Taf. I); weniger häufig kommt es vor, dass der Chloroplast seine Lage nicht verändert hat und dass die secundären Lamellen symmetrisch um das ursprüngliche Korn herumliegen. In einem der Präparate hatte beinahe jedes Korn den secundären Ansatz erhalten, und es war leicht zu sehen, dass die Lösungsschicht in allen Fällen schwach gefärbt, und deshalb wahrscheinlich dicht war. Und dies ist soweit der Fall, dass sie als helle Linie erscheint, welche das tiefer sich färbende Korn deutlich begrenzt (Fig. 1 u. 13, Taf. I). Ich bezweifle kaum, dass die auffallende dichte Lamelle, die in gewissen Körnern von *Adoxa* schon beschrieben worden ist, eine Lösungsschicht sei.

Es gelang mir nicht, irgend einen, sich direct auf Meyer's Ansicht beziehenden Umstand zu bemerken, der die Schichtung mit der regelmässigen Abwechslung von Tag und Nacht in Verbindung brachte[1]). In einigen Fällen jedoch, besonders bei *Canna*, ist die Regelmässigkeit der Schichtung so vollkommen, dass man unwiderstehlich zur Vermuthung kommt, es bestehe eine regelmässige Periodicität dieser Art.

Es bleibt noch übrig den Grund zu erwähnen, der meiner Meinung nach Meyer's Ansicht zu unterstützen scheint, nämlich dass Schichtung ursprünglich mit den Bedingungen, unter denen Ansatz stattgefunden hat, in Verbindung stehe.

Mehrere Forscher haben bemerkt, dass nicht nur alle Stärkekörner derselben Pflanzenorgane ähnliche Structur zeigen, sondern auch dass in denjenigen, die nahe bei einander gefunden werden, dieselben auffallenden Lamellen häufig erkannt werden können. Diese Thatsachen treten durch Färbungsmethoden mit der grössten Deutlichkeit hervor. Es geschieht häufig, dass bei Körnern, die nahe aneinander liegen, das eine in seiner Schichtung eine genaue Wiederholung des anderen giebt (Fig. 21, Taf. I). Dies scheint mir

1) l. c., p. 242, 268.

nur durch die Annahme sich erklären zu lassen, dass die Plastiden in der Nähe befindlicher Körner alle zu gleicher Zeit einer Veränderung der Bedingungen ausgesetzt werden, die die stärkebildende Thätigkeit beeinflussen.

Ich habe Körnern, die sich in Lösung befanden, besondere Aufmerksamkeit gewidmet, um mich zu vergewissern, ob sich Thatsachen zu Gunsten der Ansicht nachweisen liessen, dass das Diastaseferment ebenso in's Innere des Kornes dringt, als es dessen Oberfläche auflöst. Wenn das Ferment wirklich in's Innere des Kornes dringt, so dürfte wohl der Theil des Kornes, der an der Oberfläche liegt, am vollständigsten durchdrungen werden, so dass man erwarten könnte, die Körner würden, im optischen Durchschnitt gesehen, in Folge der Fermentwirkung einen schwach lichtbrechenden Rand zeigen. Mir sowohl wie Meyer ist es nie gelungen, eine Erscheinung dieser Art zu bemerken.

Es ist nachgewiesen und betont worden, dass wachsende Stärkekörner ganz allgemein einen dichteren Rand besitzen. Körner, die sich in Lösung befinden, zeigen alle Stadien der allmählichen Entfernung dieses dichteren Randes, bis im Falle von Körnern mit excentrischer Schichtung alle Lamellen, mit Ausnahme derjenigen, die den Kern unmittelbar umgeben, an der Seite des corrodirten Kornes blind enden.

Wegen des Schwankens in der stärkebildenden Thätigkeit ist es nicht leicht Körner zu erhalten, die zweifellos in dem gegebenen Augenblick in Lösung begriffen sind. Ich nahm sprossende Knollen der Kartoffel. Eine derselben, die eine junge Pflanze hervorgebracht hatte, enthielt noch eine Menge Stärke, und da aus ähnlichen Knollen die Stärke gänzlich verschwunden war, war ich in der Annahme gerechtfertigt, dass sich die Körner im Begriffe schneller Auflösung befanden. Uebereinstimmend mit dieser Thatsache fand ich, dass sie alle Stadien der Auflösung zeigten, bis zum winzigsten Bruchstück. Die Körner waren gewöhnlich am hinteren Ende am meisten angegriffen; ihr Serntheil hatte offenbar am meisten widerstanden. Eine Färbung mit Methylviolett liess den Umstand hervortreten, dass die wasserreicheren Lamellen sich nur am vorderen Ende vorfanden, da von den hinteren jede schwächer markirt war als die vorhergehende. Das konnte bloss von dem Abschmelzen der normalen Körner herkommen, in denen ich eine ähnliche Vertheilung der weichen Lamellen beobachtet hatte. In diesem späten Stadium der Auflösung schienen einige der sich färbenden Lamellen

anstatt durch Einschnürungen markirt zu sein, als Rippen hervorzutreten. Was grösseres Interesse bot, war der Umstand, dass das spitze hintere Ende (Fig. 22, Taf. I), sowie Zwischentheile nahe beim hinteren Ende, oder, in reducirten Kornresten, alle Randtheile vollkommen farblos blieben. In einem zweiten Präparat, das Körner von einer anderen Knolle zeigte, fanden sich die meisten dieser Erscheinungen wieder. Viele Körner liefen am vorderen Ende in eine scharfe Spitze aus, aber sogar in diesem Falle war der Kern durch die Wirkung des Ferments nicht entfernt worden. In allen solchen Fällen waren die widerstehenden Enden farblos und überdies fand sich ein ungefärbter Rand vor (Fig. 23, Taf. I). Es war auch bemerkbar, dass die Schichtung in corrodirten Körnern oft äusserst lebhaft hervortrat. Derselbe Umstand wurde von mir auch bei Körnern von *Pellionia* in einem späteren Stadium der Lösung bemerkt.

Bei *Pellionia* sind die Chloroplasten verhältnissmässig gross, und es sollte möglich sein zu bestimmen, ob sie die Lösung des Stärkekornes beeinflussen. Im Falle von Körnern, die in Lösung begriffen waren, war es mir oft möglich zu beobachten, dass die Zersetzung an der Stelle, wo sich die Plastide befand, am weitesten gegangen war. So war z. B. die Seite des Kornes, wo sie mit dem Chloroplasten in Berührung kam, ein wenig ausgehöhlt, und wenn sie Rinnen zeigte, so sah man, dass die Plastide ihre Form danach gebildet hatte, sodass sie die Rinnen ausfüllte. Diese Beobachtung schien Meyer's Ansicht zu bestätigen, dass der Chromatophor das Ferment selbst ausscheidet. In allen Fällen dieser Art schien der Theil des Kornes, der unmittelbar unter der Plastide lag, nur schwach gefärbt oder farblos zu sein (Fig. 19 u. 20, Taf. I).

Um den Contrast zwischen wachsenden Körnern und solchen, die in Lösung begriffen sind, noch weiter zu erforschen, fixirte ich einige Blätter von *Pellionia* um 6 Uhr 40 Min. Nachmittags, am 6. Juli, an einem schönen, warmen Tage, der der Stärkebildung in jeder Hinsicht günstig war. Die Pflanze wurde dann in's Dunkle gesetzt und 24 Stunden lang dort gelassen; hierauf fixirte ich noch Theile mehrerer Blätter. Präparate wurden hergestellt und in jedem Falle mit Methylviolett gefärbt. Im ersten Falle waren die Chloroplasten der Zellen der Palissadengewebe mit Stärkekörnern gefüllt, während grössere Stärkekörner im Parenchym um die Gefässbündel lagen (Fig. 32, Taf. II). Als Resultat der 24stündigen Verdunkelung fand ich, dass die Chloroplasten der Palissadenzellen

keine Stärke enthielten. Die grösseren Körner der Stärkescheide hatten viel an Grösse abgenommen. Die meisten derselben waren ungefärbt, nur die grösseren nahmen eine Spur von Violett an, ohne Ausnahme an der Seite, die vom Chloroplasten am weitesten entfernt war, und waren nach und nach schwächer gefärbt, bis sie in den farblosen Theil, der unter der Plastide lag, übergingen (Fig. 33, Taf. II). Die Erscheinung war derart, dass sie mich vermuthen liess, der Chloroplast beeinflusse den Verlauf der Lösung.

Grosse alte Körner von *Phajus*, die mit Eisenhämatoxylin oder mit Silbernitrat gefärbt waren, zeigten, dass die Lamellen an der Basis ebenso widerstehen wie das spitze Kernende. Das Korn hat einen nur schwach markirten, farblosen Rand (Fig. 42, Taf. II).

Ich will nun in Kürze die Bedeutung dieser Beobachtungen mit Hinsicht auf etwaige Schlussfolgerungen besprechen. Ich betrachte die farblosen Theile als von grösster Dichte. Mit Jod nehmen sie eine helle, klare Farbe an, oder manchmal scheinen sie sogar ungefärbt zu sein. Die Erscheinungen machen es wahrscheinlich, dass durch Diastase eine chemische Veränderung derselben stattgefunden hat. Man kann den structurlosen, durchsichtigen Rand, welchen die Körner unter der Wirkung des Speichels hervortreten lassen, damit vergleichen. Solche Theile sind aber ohne Ausnahme dicht; wenn wir die Ansicht, dass das Stärkekorn ein Sphärokrystall sei, annehmen, so werden wir sagen, dass der Farbstoff in den winzigen kleinen Zwischenräumen zwischen den Trichiten nicht mehr festgehalten wird, wie es vorhin geschah. Wir mögen vermuthen, dass, wenn die Auflösung schnell vor sich geht, die Wirkung des Ferments sich auf die Oberfläche des Kornes beschränkt und nicht in's Innere dringt, dass in einigen Fällen die Veränderung der Amylose schneller vor sich geht als deren Entfernung, und dass dies besonders in den Theilen bemerkbar ist, die aus irgend einem unbekannten Grunde der Wirkung des Ferments stark widerstehen. Es bleibt mir nur noch übrig das Gesagte zusammenzufassen, indem ich bemerke, dass einzelne Beispiele den Schluss anzudeuten schienen, dass zuweilen die Veränderung der Oberfläche des Kornes durch die Wirkung des Ferments der Auflösung vorausgehen kann, und dass in diesem Falle das Product dicht und homogen ist. Ich fand keinen Beweis von allgemeinem Durchdringen (oder Saturation) des Kornes durch das Ferment.

4. Die innere Structur der Stärkekörner.

Im ersten seiner Werke nahm Meyer[1]) im Allgemeinen Schimper's Ansichten an, dass die Stärkekörner Sphärokrystalle von Carbohydrat seien. Er widmet einen Abschnitt seines kürzlich verfassten Werkes[2]) einer eingehenden, sorgfältigen Vergleichung von Stärkekörnern mit typischen Sphärokrystallen, in der Absicht seinen Standpunkt zu stützen. Er bemüht sich zu zeigen, dass die Stärkekörner in allen Hauptpunkten mit den Sphärokrystallen anderer Kohlehydrate übereinstimmen, ausgenommen ihrer Fähigkeit aufzuquellen. Diese Fähigkeit soll einem Bestandtheil des Kornes, nämlich der β Amylose zukommen, und deshalb nicht einen grundsätzlichen Unterschied bedingen[3]).

In meinen Versuchen, die feinere Structur des Stärkekornes zu erforschen, habe ich von der schon erwähnten Silbernitrat-Methode häufigen Gebrauch gemacht, da sie die Einzelheiten der Structur schärfer hervortreten lässt, als das bei den sonst üblichen Methoden geschah. Correns[4]) fand, dass in Präparaten dieser Art Reihen dunkelgefärbter Punkte, die er für Silberkörnchen hält, die Stellen der weichen Lamellen einnahmen. Ich habe die Erscheinung dieser Körnchen in zahlreichen Präparaten untersucht (Fig. 25 u. 39, Taf. II). Gewöhnlich nehmen sie die Form von einander getrennter Punkte an, die sich in ziemlich regelmässiger Entfernung von einander befinden und in jeder weichen Lamelle eine einfache Reihe bilden. Zuweilen mag eine Lamelle dieser Art als ein körniger bräunlicher Streifen erscheinen, der sich nicht in eine Reihe einzelner Punkte auflösen lässt. Zuweilen haben die Punkte eher die Form kleiner radial gestellter Stäbchen als von Körnchen.

Es ist keineswegs klar, welche Bedeutung diesen Körnchenreihen beizumessen ist. Deshalb bemerkt auch Correns[5]): „Wir können nicht entscheiden, ob wasserführende Spalten — die dann die Salzlösung führen würden — oder Streifen wasserreicherer Substanz vorliegen. An und für sich scheint das Auftreten des Silberniederschlages in Körnerform — so entstehen die Punktreihen

---

1) Meyer, Ueber die Structur der Stärkekörner. Botan. Zeitung 1881, p. 842.

2) l. c., p. 116—129.

3) l. c., p. 100.

4) Correns, Zur Kenntniss der inneren Structur der vegetabilischen Zellmembran. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXIII, p. 332.

5) l. c., p. 295.

— mehr für die Existenz wasserführender Spalten zu sprechen, da es ein Wandern der Silbermoleküle nach Bildungscentren hin bei Entstehung des Chlorides voraussetzt, wie bei einer Krystallbildung die Moleküle sich um ein Centrum sammeln. Diese Wanderung wird in einem Capillarraum leichter vor sich gehen, als in der Substanz selbst, dass sie aber auch in dieser möglich ist, lässt sich direct beweisen." So zeigte auch ein Gallerthäutchen, das dieser Behandlung unterworfen wurde, durchaus einen feinkörnigen Niederschlag.

In der That werfen Silbernitratpräparate dieser Art mehr Fragen auf, als sie zu beantworten vermögen. Haben die weichen Lamellen eine specielle Structur, die von den dichteren nicht getheilt wird? Und wenn so, besteht sie in einer Abwechselung wässeriger Elemente, die kugelförmig oder zuweilen stäbchenförmig sind, mit anderen, die dieselbe Structur zu haben scheinen wie die dichteren Lamellen? Weiter: Besteht irgend eine Nothwendigkeit dafür, dass auf eine weiche Lamelle eine dichtere folge, wie es die Erscheinung anzudeuten scheint, oder könnte nicht auf eine wässerige Lamelle unmittelbar eine zweite derselben Art folgen? Diese Fragen bemühte ich mich zu entscheiden, indem ich mich auf weitere Präparate stützte. Die grossen Stärkekörner von *Phajus* erwiesen sich als besonders dazu geeignet. In einem Präparate, das ganz ausgewachsene Körner zeigte, die allem Anschein nach in Auflösung begriffen waren, wurde, als Resultat einer schwachen Aufquellung, eine äusserst zarte und regelmässige Schichtung sichtbar (Fig. 27, Taf. II). Nicht weniger als 60 weiche Lamellen konnten in einem einzigen Korn gezählt werden. Daraus kann man schliessen, dass die Färbung gewöhnlich ein grober Vorgang ist, der nur die am stärksten markirten Lamellen sichtbar macht, und dass das, was wegen seiner gleichmässigen Färbung eine einzige breite Lamelle zu sein scheint, in vielen Fällen ein Complex mehrerer schmaler Lamellen ist. Viele der Lamellen zeigen eine Punktirung, die, wenn auch feiner, doch offenbar derselben Art ist wie die soeben beschriebene, und die im Falle einiger sich tiefer färbender Lamellen durch eine radiale Streifung ersetzt wird. Zufällig kann auf eine wässerige Lamelle fast unmittelbar eine andere von gleicher Dichtigkeit folgen. Eine Vergleichung mit Meyer's Abbildungen lässt keinen Zweifel darüber übrig, dass wir hier die radial-trichitische Structur haben, von der er sagt, dass sie in Folge einer leichten Aufquellung der Körner erscheint.

Dieselbe ist von Strasburger beschrieben worden und ist wohlbekannt.

Es bleibt noch übrig diese Erscheinungen zu besprechen und die Beziehung zwischen denselben zu erörtern. So haben wir dann die punktirte oder körnige Natur der wässerigen Lamellen in Silbernitratpräparaten und die feine radiale Streifung, von der oben gesprochen worden ist, zu erforschen. Wir können zuerst auf die Erklärung Rücksicht nehmen, die Meyer von der Erscheinung, die er radialtrichtische Structur nennt, giebt. Wo diese sichtbar wird, stellt er die tiefgefärbten Lamellen, als ausserordentlich regelmässige und zarte radiale Streifung besitzend, dar. Er bemerkt: „Wie bei den feintrichitischen Sphärokrystallen anderer Kohlehydrate tritt diese radialfaserige Structur deutlicher hervor, wenn man in irgend einer Weise einen Theil der Trichite aus dem porösen Korn herauslöst, oder die Stärkekörner zu schwacher Quellung bringt, wobei einzelne Trichite oder Trichitenbüschel zu Tröpfchen werden [1])“. Er fährt fort, eine Anzahl von Methoden zu erwähnen: langsam mit Wasser bis auf 75° C. zu erhitzen, Behandlung mit Calciumnitratlösung, verdünnten Säuren, Speichel oder Diastaselösung. Wenn man sphärokrystallinische Structur voraussetzt, so ist der Zweck in allen Fällen, eine gewisse Anzahl der Trichitenbündel herauszulösen und die übrig bleibenden zu trennen.

Es ist bemerkenswerth, dass ein gewisser Grad von Aufquellung jede dieser Behandlungsweisen begleitet; im Falle des Speichels und verdünnter Säuren giebt Meyer die Anweisung, ausserdem noch ein aufquellendes Mittel zu gebrauchen. Man muss etwas von den Vorgängen wissen, welche diese Aufquellung verursachen. Nägeli unterschied diejenige Aufquellung, welche dem blossen Einsaugen von Flüssigkeiten zuzuschreiben ist, von einer anderen Art von Aufquellung, welche die Organisation des Kornes zerstört und Hervorbringung von Stärkekleister zur Folge hat [2]). So sagt er: „Lässt man auf die Stärkekörner erhöhte Temperatur oder gewisse chemische Mittel oder bestimmte mechanische Eingriffe einwirken, so nehmen sie mehr Flüssigkeit auf, als sie im imbibirten Zustande enthalten; sie quellen auf und verwandeln sich in Kleister [3]).

1) l. c., p. 121.

2) Nägeli, Die Stärkekörner, p. 87.

3) Nägeli, Das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception. Botan. Zeitung 1881, p. 642.

Die erste oder „Porenquellung“ schreibt Meyer der Aufnahme von Flüssigkeiten in die zwischen den Trichiten befindlichen Hohlräume, die zweite oder „Lösungsquellung“ der Verwandlung der Trichiten von β Amylose in zähflüssige Tropfen von Amyloselösung zu[1]).

Ich glaube annehmen zu dürfen, dass die von Meyer verschiedenartig als Linien, Streifen oder Punkte bezeichneten Erscheinungen in einigen Fällen als wirkliche Spalten, in andern als wässerige Stärkesubstanz anzusehen sind, während die breiten mit ihnen abwechselnden Streifen aus normaler unveränderter Stärkesubstanz bestehen. Diese Ansicht stützt sich auf die Beobachtung, dass die radialen Spalten, die in den wasserreichen Lamellen der Stärkekörner entstehen als Resultat von Quellung oder Zusammenziehung, oft mit der grössten Regelmässigkeit erscheinen, und dass zwischen radialen Spalten, die leicht als solche zu erkennen sind, und den feinsten Linien oder Streifen, die Meyer darstellt, alle möglichen Gradationen gefunden werden können.

Die Erscheinung feiner Radialspalten, jedes Mal wo wesentliche Veränderung in der Grösse des Kornes stattfindet, ist leicht zu erklären. Im Allgemeinen wird die Aufquellung oder Zusammenziehung des Innern von der mehr resistenten Oberfläche verhindert, und die der weichen Lamellen durch ihre Verbindung mit den dichtern. Die wässerigen Lamellen sind ebensowohl geneigt sich zusammenzuziehen als aufzuquellen in Folge von Einflüssen, von denen die dichten Lamellen kaum berührt werden.

So entstehen denn Dehnungen, die, wenn ein gewisser Punkt erreicht ist, zu wirklichem Bruche führen, während die Trennungslinien immer die Form feiner Radialspalten annehmen, die in einigen der weichen Lamellen, oder in allen, erscheinen. Da die Möglichkeit gleichmässiger Ausdehnung oder Zusammenziehung im Innern grosser Körner excentrischer Structur am geringsten ist, so ist es hier, dass die Spalten am leichtesten erscheinen.

Ich habe die Erscheinung dieser Spalten in zahlreichen Präparaten bemerkt. Oft erscheinen sie einzeln und sporadisch; in anderen Fällen aber sind sie zahlreicher und von gleichförmigem Aussehen, und zeigen dann eine starke Neigung, gleich entfernt von einander zu sein. Von grossen und deutlich hervortretenden an, die offenbar Spalten sind, habe ich alle Stufen gefunden, bis zu anderen, die sich in schmalen Lamellen vorfinden, und die so klein

1) l. c., p. 129.

sind, dass man ihre gleichartige Natur nur mittelst der stärksten Vergrösserung entdecken kann. Wenn die letzteren gleich weit von einander entfernt wären, so würde man sie nicht von den Streifen unterscheiden können, die Meyer für Anzeichen von Trichiten oder Trichitenbündeln hält. Die Untersuchung einer Reihenfolge von Präparaten scheint anzuzeigen, dass die Erscheinungen gleicher Art, aber nicht von gleichem Grade sind. So würden z. B. gewöhnliche Spalten wirklichen Bruch andeuten und die radiale Streifung eine so unbedeutende Trennung, dass sie kaum diesen Namen verdiente, und dass sie ganz leicht den normalen Berührungslinien radial sitzender stabähnlicher Elemente, wie z. B. Bündeln von Krystallfasern, entsprechen könnte.

Wie schon gesagt, stellt die Erscheinung, nach Meyer, in allen Fällen die Folge einer schwachen Quellung dar. Er bemerkt, dass radial-trichitische Structur nur in seltenen Fällen im völlig intacten unveränderten Korn zu erkennen sei, dass sie aber manchmal in frisch aus den Knollen genommenen Stärkekörnern der Kartoffel deutlich hervortritt[1]). Dieses letzte Verhalten kann mir aber nicht auffällig erscheinen, da Meyer gezeigt hat, dass Risse, Spalten und Kanäle in den Stärkekörnern der lebenden Zelle, wahrscheinlich als Resultat einer leichten „Lösungsquellung“, vorkommen können[2]). Ich finde, dass in excentrischen Lamellen die Spalten oder Streifen der Mittellinie zu am stärksten hervortreten. Hier ist es, dass die Spannungen der angedeuteten Art am wirksamsten sein würden. Die geringere Dichtigkeit jeder Lamelle in der Nähe der Mittellinie begünstigt dort die Erscheinung von Spalten eher als gegen die Peripherie des Kornes zu.

Um zu den Silbernitratpräparaten zurückzukommen, will ich bemerken, dass die Reihen brauner oder schwarzer Körnchen nicht gewöhnliche Spalten sind, denn sie lassen sich leicht von ganz kleinen Radialspalten unterscheiden, die manchmal zu gleicher Zeit erscheinen. Wir dürfen wohl vermuthen, dass in einigen Fällen die Spannungen, anstatt wirkliche Spalten zu verursachen, durch eine Dehnung oder Zerrung des Stärkestoffes an gewissen Stellen aufgehoben werden. Diese Stellen würden, wie die Spalten, gewöhnlich ziemlich gleich weit von einander entfernt sein; an jeder derselben würde eine aussergewöhnliche Quantität der Lösung ein-

---

1) l. c., p. 121.

2) l. c., p. 210.

gesogen werden, und die Stelle würde in der Folge durch ein schwarzes Körnchen bezeichnet sein.

Man kann sich vorstellen, dass durch diese Auseinanderzerrung die Elemente, die das Korn ausmachen, gewissen Linien entsprechend etwas von einander getrennt sein können, und doch ihre relative Lage beibehalten. Aber zuweilen finden Erscheinungen der Färbung statt, die sich nicht auf so einfache Weise erklären lassen. In diesem Falle haben die wässerigen Lamellen, anstatt gleichförmig und gleichmässig gefärbt zu sein, ein fleckiges oder klumpiges Aussehen. Jede Lamelle dieser Art ist in eine Reihe Flecken oder unregelmässiger sich tief färbender Massen getheilt. Beim ersten Blick auf ein solches Präparat sieht man, dass hier abnorme Färbung stattfindet, die sich nicht damit erklären lässt, dass der Farbstoff in den Zwischenräumen, die bei unveränderter Anordnung der Structurelemente vorkommen, beibehalten werde.

Es ist bemerkenswerth, dass in Lamellen, die dieses Aussehen haben, immer radiale Spalten vorhanden sind. Es ist leicht sich davon zu überzeugen, dass ein Zusammenhang zwischen der Erscheinung der Spalten und dem gefleckten Aussehen der Lamellen besteht. In einigen Fällen konnte man sehen, dass nur der Theil einer Lamelle, in dem die Spalten vorkamen, sich tief färbte. Jede Spalte war von einem farbigen Fleck von unbestimmtem Umriss umgeben, der allein zu sehen war, wenn die Spalte aus dem Brennpunkt lag. Solche Theile des Kornes sind, meiner Meinung nach, von einer regellosen Structur. Der Grad der Regellosigkeit scheint verschieden zu sein; so können z. B. die Flecken ziemlich gleichförmig und in gleicher Entfernung von einander sein, und noch eine Spur von radial gestellten Elementen zeigen (Fig. 24, Taf. II), oder sie können formlos und unregelmässig vermengt sein. Im letztern Falle zeigen die wässerigen Lamellen in Silbernitratpräparaten grosse schwarze Körnchen, die einen unregelmässigen Streifen bilden anstatt einer Reihe Punkte. Meyer[1]) würde eine Erscheinung dieser Art durch die Vermuthung erklären, dass Massen von Trichiten zerbrochen und verquollen seien. W. Nägeli[2]) fand, dass ganze Stärkekörner und der unveränderte Theil von zerschnittenen oder durch Druck zerrissenen Körnern von gewissen Farbstoffen nicht

1) l. c., p. 122.

2) Walter Nägeli, Beiträge zur näheren Kenntniss der Stärkegruppe. Leipzig 1874.

gefärbt werden, während Stärkekleister und die durch mechanische Action aufgequollenen Partien der zerschnittenen oder zerrissenen Körner sich färben. Ich fand, dass Körner von *Canna*, die mit den Mikrotom zerschnitten worden waren, sich tiefer färbten als die umgebenden Körner. Anderntheils hatten die Körner, wenn sie ganz verquollen waren, ihre Fähigkeit sich mit Gentiana oder Methylviolett zu färben, verloren, obgleich sie sich mit Orange leicht färbten. Körner, die in diesem Zusammenhange sind, zeigen keine Spur von geschichteter Structur mehr. Wenn sie mit Silbernitrat behandelt werden, so bieten sie durchaus einen feinkörnigen Niederschlag.

Ich war früher geneigt, die oben beschriebene Erscheinung mit Säurewirkung, die dem Einfluss des Fixativs zuzuschreiben wäre, in Zusammenhang zu bringen. Meyer[1]) sagt, dass verdünnte Säuren „erstens die Amylose in Lösung verwandeln, bewirken also erst eine vollkommene Verquellung des Kornes, welcher die Inversion allerdings auf dem Fusse folgt". Es schien möglich, dass Trichitenbündel, auf welche auf diese Weise gewirkt worden, ihre Regelmässigkeit verlieren und sich tief färben, und so das gefleckte Aussehen hervorbringen könnten. Weitere Beobachtungen begünstigten jedoch die Ansicht, dass diese Erscheinungen blosser mechanischer Störung zuzuschreiben seien. In dem einzigen Falle, in dem ich glaubte deutliche Säurewirkung zn verspüren, war das Aussehen so charakteristisch, dass man sich unmöglich darin irren konnte. Die Färbung war trüb und unbestimmt, die Schichtung hatte ihre Schärfe verloren und schien anzudeuten, dass bestimmte Organisation verloren sei. Dies war noch weiter angezeigt durch den Umstand, dass Spalten, die in allen anderen Fällen radial waren, hier eben so leicht tangential gebildet waren. In Körnern von *Canna*, die 8 Tage lang mit 10procentiger Salzsäure behandelt worden, bleibt bloss eine schwache Spur von Schichtung. Die Körner färben sich gewöhnlich wie Stücke amorpher Substanz, und, wenn sie gewaschen worden sind, behalten sie nur im Innern einen kleinen fleckartigen Rest des Farbstoffes. Nichts war vorhanden, was einen Zusammenhang zwischen diesen Erscheinungen und den oben beschriebenen hätte vermuthen lassen. Ueberdies wird die Annahme der mechanischen Verwirrung noch durch den Umstand verstärkt, dass die tief und unregelmässig gefärbten Lamellen in grossen Körnern mit

---

1) l. c., p. 88.

excentrischen Lamellen vorkommen, da dies der Theil ist, in dem die radialen Spalten und alle anderen Zeichen der Störung am leichtesten zu erscheinen geneigt sind. Dieselben Einflüsse haben zur Folge gehabt, dass einige der Lamellen, nach der Basis des Kornes zu, sehr lebhafte Färbung annehmen, obgleich sie hier ihre Regelmässigkeit beibehalten und nicht in Flecken zertheilt sind.

Es ist leicht möglich, dass diese Verwirrung von verschiedengradiger Umwandlung einiger der radialen Elemente im Tropfen von Amyloselösung begleitet wird. Dies schien durch den Umstand angedeutet zu sein, dass alle Stadien vorkommen von Lamellen, die eine regelmässige und gleichförmige Reihenfolge von Flecken zeigen, zu denen, die noch mit einiger Regelmässigkeit mit Farbe gesprenkelt sind, oder endlich solchen, in denen die Farbe überall trüb und verwischt ist.

Indem ich zu den Silbernitratpräparaten zurückkomme, glaube ich sagen zu können, dass jede Art Erscheinungen, die sie bieten, erklärbar wird, wenn wir annehmen, dass der Vorgang selbt einen geringen Grad von Anschwellung verursacht, demjenigen ähnlich, der durch Behandlung mit Calciumnitrat hervorgebracht wird. Die erste Spur von solchem Einfluss würde durch die Ersetzung jeder wässerigen Lamelle durch einen braunen, körnigen Streifen sichtbar werden; wenn wir den Vorgang weiter gehen lassen, so bekommen wir eine Dehnung und Auseinanderzerrung an ziemlich gleich entfernten Stellen, die ausserordentliche Einsaugung von Silbersalz an diesen Stellen verursacht, daher die Erscheinung einer Reihenfolge von einander getrennter schwarzer Körnchen. Die feine und gleichförmige Reihenfolge von Punkten, die man in einigen Lamellen der Körner von *Phajus* sieht (Fig. 27, Taf. II), entsprechen offenbar denen, die durch Behandlung mit Silbernitrat hervorgebracht werden.

Kurz, es wurden keine Fälle beobachtet, die als unvereinbar zu betrachten wären mit der Wahrscheinlichkeit der Sphärokrystall-Theorie. In günstigen Fällen wurde eine äusserst feine Radial-Streifung bemerkt, eine solche, von der man annehmen könnte, dass sie die Berührungslinien radial sitzender Trichitenbündel anzeigte. Man kann leicht annehmen, dass die Krystallfasern so zart sein würden, dass sie individuelles Erkennen derselben unmöglich machen würden. Die Neigung zur radialen Spaltung ist im Korn ebenso deutlich angezeigt als ein Ganzes als in den feinsten Lamellen, aus

denen es besteht. Deshalb kann die widerstehende Oberfläche durch Aufquellung des Innern nachgeben und dabei Radialspalten erscheinen lassen. In Körnern centrischer Structur sind die Spalten, welches auch die Weise ihres Ursprungs sein mag, beständig dieser Natur (Fig. 30, Taf. II). Wenn Stärkekörner nach der Maceration leicht zerdrückt sind, so kommt Trennung, den Radiallinien nach, vor, sodass sie in eckige Bruchstücke zerfallen.

III. Zusammenfassung und Schluss.

Die Resultate obiger Beobachtungen können folgendermassen zusammengefasst werden:

1. Das Stärkekorn ist in allen Stadien des Wachsthums scharf von der Plastide, in der es entsteht, unterschieden. In keinem Falle konnte eine Uebergangslamelle gefunden werden. — Die Substanz des Kornes wird ausgeschieden und nicht durch allmähliche Verwandlung aufeinander folgender Schichten von Protoplasma geliefert.
2. Meyer's Aussage, dass das Chromatophor eine völlige und constante, wenn auch sehr zarte, Umhüllung für das Stärkekorn bilde, wurde in mehreren Fällen bestätigt.
3. Die Färbungsresultate beweisen die Richtigkeit der Ansicht, dass das geschichtete Aussehen der Stärkekörner in erster Linie Verschiedenheiten in Dichtigkeit zuzuschreiben sei, und somit auch Verschiedenheiten in der Fähigkeit der Einsaugung in den verschiedenen Schichten.
4. Nägeli's Aussage über die gleichförmige Dichtigkeit junger Körner und der Art und Weise, wie der Kern und die ersten weichen Lamellen erscheinen, wurde durch Beobachtung völlig bestätigt.
5. Alle wachsenden Körner schienen einen dichten Rand zu besitzen, der kein Anzeichen von geschichteter Structur gab. Daher erhalten die Lamellen ihre endliche Unterscheidbarkeit, wenn sie nach innen vorrücken, d. h. wenn sie von denen bedeckt werden, die sich später bilden. Das stimmt mit den Aussagen Nägeli's, Schimper's, Strasburger's überein, die Meyer als „theilweise richtig" bezeichnet.

6. Eine progressive, aber nicht gleichförmige Abnahme an Dichtigkeit ist zu bemerken, wenn man vom Rand nach dem Kern oder structuralen Mittelpunkte des Kornes hin fortschreitet.
7. Meyer's Ansicht, dass Schichtung ursprünglich mit der Verschiedenheit der Bedingungen, die den Lauf der Ablagerung beeinflussen, in Zusammenhang stehe, wurde durch die Beobachtung der Uebereinstimmung bestätigt, die oft in der Schichtung naheliegender Körner bemerkbar ist, und überdies noch durch den Umstand, dass die Lösungsschicht oder erste Ablagerung nach einem Zeitraum der Lösung beständig dicht zu sein schien.
8. Die Beobachtung von Körnern, die in Lösung begriffen waren, machte es wahrscheinlich, dass Veränderung der Oberfläche des Kornes als Resultat von Fermentwirkung in einigen Fällen der Entfernung derselben vorhergehen könne.
9. Die Beziehung der Plastide zum Korn, wenn letzteres in Auflösung begriffen ist, schien in einigen Fällen Meyer's Ansicht zu bestätigen, dass das Chromatophor das Ferment ausscheide.
10. Was die innere Structur des Stärkekornes belangt, deuten alle Erscheinungen auf den Schluss, dass jede Lamelle, eventl. jede weiche Lamelle, aus einer Reihenfolge radial gelagerter Elemente bestehe.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind nach 5 μ dicken Schnitten, mit Hilfe der Abbé'schen Camera lucida, unter Anwendung der Leitz'schen homogenen Immersion $^1/_{16}$ und des Oculares 3 gezeichnet.

Tafel I.

Gentianaviolett - Orange - Färbung.

Fig. 1. *Pellionia Daveauana.* Der secundäre Theil des Kornes ist einseitig an den Rest des primären Kornes gelegt. *a* Lösungsschicht.

Fig. 2 u. 3. *Euphorbia splendens.*

Fig. 2. Ausgewachsene Stärkekörner.
Fig. 3. Stück einer Milchröhre, die junge Stärkekörner enthält.

Fig. 4 u. 5. *Curcuma zedoaria.*

Fig. 4. Stärkekorn aus dem Rhizom.
Fig. 5. Von der Kante gesehen.

Fig. 6—13. *Pellionia Daveauana.*

Fig. 6, 8, 9, 11. Zusammengesetzte und halb zusammengesetzte Körner.

Fig. 7. Ein Stärkekorn im Querschnitt.

Fig. 13. Ein Stärkekorn, welches nach theilweiser Auflösung secundären Ansatz erhalten hat. *a* Lösungsschicht.

Fig. 14—18. *Solanum tuberosum.* Aufeinander folgende Entwickelungsstadien der Stärkekörner, in der Nähe der Vegetationspunkt einer sehr jungen Kartoffelknolle.

Fig. 19 u. 20. *Pellionia Daveauana.* Stärkekörner, die in Lösung begriffen sind. Das Abschmelzen scheint am weitesten gegangen zu sein an der Stelle, wo sich die Plastide befinden.

Fig. 21. *Phajus grandifolius.* Die Glieder jedes Paares (*1*, *1'*; *2*, *2'*; *3*, *3'*) hatten, in Beziehung aufeinander, die Lage, die man gezeigt hat.

Fig. 22 u. 23. *Solanum tuberosum.* Stärkekörner, die in Lösung begriffen sind.

Tafel II.

Fig. 24 u. 26—34. Gentianaviolett-Orange-Färbung. Die Fig. 24, 26, 27, 30, 31 zeigen die Erscheinungen, welche man bekommt, wenn man vor Benutzung des Farbstoffes die Stärkekörner zu schwacher Quellung bringt.

Fig. 24. *Canna indica.*

Fig. 25. *Solanum tuberosum.* Silbernitrat.

Fig. 26, 27. *Phajus grandifolius.*

Fig. 28. *Solanum tuberosum.* Durch Maceration sind einige der weichesten Lamellen ganz ausgelöst.

Fig. 29. *Adoxa moschatellina.* Entwickelungsstadien der Stärkekörner am Vegetationspunkt einer Speicherschuppe des Rhizoms.

Fig. 30 u. 31. *Triticum vulgare.*

Fig. 32 u. 33. *Pellionia Daveauana.*

Fig. 32. Ein Stärkekorn aus einem Laubblatt.

Fig. 33. Nach 24 stündiger Verdunkelung.

Fig. 34. *Canna indica.* Ein noch von seinem Leukoplasthäutchen völlig eingehülltes Stärkekorn.

Fig. 35. *Solanum tuberosum.* Der Rand und die dichten Lamellen sind von Eosin, die weichen Lamellen von Gentianaviolett tingirt.

Fig. 36. *Phajus grandifolius.* Der Rand und die dichten Lamellen sind von Orange tingirt.

Fig. 37. *Adoxa moschatellina.* Eisenhämatoxylin. Zwei Stärkekörner, die den farblosen Rand besitzen und noch von der Leukoplastensubstanz vollkommen umhüllt sind.

Fig. 38. *Pellionia Daveauana.* Die Plastideumhüllung ist von Säurefuchsin stark gefärbt.

Fig. 39. *Adoxa moschatellina.* Ein Stärkekorn nach dem Silbernitrat-Verfahren behandelt.

Fig. 40—44. Eisenhämatoxylin-Färbung.

Fig. 40. *Oxalis Bowiei.* Ein Stärkekorn, welches die von Meyer sogenannte „Kegelschichtung“ darstellt.

Fig. 41. *Solanum tuberosum.* Ein Stärkekorn aus der Knolle.

Fig. 42 u. 43. *Phajus grandifolius.* Stärkekörner, die in Lösung begriffen sind.

Fig. 44. *Canna indica.* Junges Stärkekorn mit dem umgebenden Leukoplast.

Gegenbemerkungen
zu
Wettstein's Bemerkungen[1] über meine Abhandlung „Die grünen Halbschmarotzer. I."[2]

Von

E. Heinricher.

Schon ein Jahr vor dem Erscheinen von Wettsteins „Monographie der Gattung *Euphrasia*"[3] war ich mit dem Studium der grünen Halbschmarotzer beschäftigt, und das Ergebniss über zwei der behandelten Fragen habe ich im naturwiss. medic. Verein zu Innsbruck, in der Sitzung vom 25. Februar 1896 vorläufig mitgetheilt[4]). Ungefähr 14 Tage später erhielt ich die „Monographie der Gattung *Euphrasia*" zugesandt. In derselben waren, abgesehen vom systematischen Theil, zumeist die gleichen Fragen in Angriff genommen, mit welchen auch ich mich beschäftigt hatte, nur hatte Wettstein als Versuchspflanzen Angehörige der Gattung *Euphrasia* verwendet, während ich bishin wesentlich nur mit *Odontites Odontites* Wettst. (*Euphrasia Odontites* L.) gearbeitet hatte. Ich fand unsere Ergebnisse mehrfach nicht übereinstimmend; für einen Theil derselben hielt ich es nicht für massgebend, ob die Versuchspflanze der Gattung *Odontites* oder jener von *Euphrasia* angehörte, für einen anderen Theil wollte ich mich aber erst durch den Versuch überzeugen, ob *Euphrasia* mit *Odontites* übereinstimmt.

Indem ich alsbald Wettstein brieflich für die Monographie dankte, theilte ich loyaler Weise auch schon mit, dass unsere Ergebnisse nicht durchweg harmoniren.

---

1) Diese Jahrbücher, Bd. XXXI, Heft 2.
2) Ebendort, Bd. XXXI, Heft 1.
3) Leipzig, Engelmann, 1896.
4) Berichte d. naturwiss.-med. Vereins in Innsbruck, XXII. Jahrg. 1896.

Während des Sommers 1896 führte ich die Versuche mit *Euphrasia* durch, zu denen ich die von Wettstein hauptsächlich verwendete *E. Rostkoviana* erwählte; dass der aus Prag bezogene Same sich nachträglich als derjenige von *E. stricta* zu erkennen gab, habe ich in der im Frühjahre 1897 dem Drucke übergebenen, oben genannten Abhandlung angeführt[1]). In dieser war ich bemüht, in, nach meiner Ansicht, objectiver Weise Wettstein's und meine Ergebnisse zu vergleichen, das Trennende und Divergirende allerdings präcise hervorzuheben.

Die oben angeführten „Bemerkungen" Wettstein's lassen erkennen, dass er diese Objectivität nicht zu würdigen weiss, im Gegentheil so thut, als ob ich bestrebt gewesen wäre, seine Versuchsergebnisse herabzusetzen.

Obwohl ich weiss, dass nur derjenige, der Willens ist, unsere beiden Originalarbeiten genau zu vergleichen, wirklich ein Urtheil darüber gewinnt, auf welcher Seite das Recht liegt, und dass dazu nicht die Heraushebung einzelner Sätze genügt, weil es auch bei gleichen Schlusssätzen möglich ist, dass entweder die Prämissen, die dazu führten, nicht ganz geeignete waren, oder, dass die Beweisführung anfechtbar ist, so kann ich es doch nicht unterlassen, den „Bemerkungen" einige Gegenbemerkungen gegenüberzustellen.

Der Satz 1 lautet bei Wettstein: „Die Keimung der *Euphrasia*-Samen erfolgt unabhängig von der Gegenwart eventueller Nährpflanzen". Ich habe gegen denselben garnicht polemisirt, und ihn in der That, worüber sich Wettstein beschwert, auch nicht citirt. Letzteres geschah deshalb, weil wesentlich den gleichen Satz „Die Samen von *Rhinanthus* sind bezüglich ihrer Keimung somit von der Nährpflanze unabhängig", Koch schon 1889[2]) ausgesprochen hatte, und ich meine andersartige Fassung desselben Ergebnisses schon vor dem Erscheinen der Wettstein'schen Monographie veröffentlicht hatte.

Koch's und Wettstein's Sätze sind richtig, ich bemerkte nur, dass durch die Koch'sche Versuchsanstellung nicht bewiesen sei, ob bei der Keimung eine chemische Reizung durch lebendes Gewebe denn doch nicht im Spiele sei. Die Koch'schen Aussaaten erfolgten so, dass stets zahlreiche Samen des Parasiten neben-

1) l. c., p. 90.

2) Dass für *Euphrasia* das Gleiche gelte, hat Koch ebenfalls schon 1891 mitgetheilt.

einander in einem Topfe ausgelegt wurden. Da wir wissen, dass einzelne Parasiten (*Cuscuta* u. *Lathraea*) Haustorien in benachbarte Individuen ihresgleichen oder selbst in andere Organe des eigenen Körpers entsenden, da Koch nachgewiesen hatte, dass sich auch die grünen Halbparasiten gegenseitig anfallen, und dass bei Ausschluss anderer Nährpflanzen, allein durch die Ausnützung nebenstehender Artgenossen, einige Individuen ihren Lebenslauf, wenn auch mehr oder minder kümmerlich zu durchlaufen vermögen, so erschien es durchaus nicht ausgeschlossen, dass eine gegenseitige Anregung zur Keimung zwischen nebeneinanderliegenden Samen statthaben könnte, dass gleichsam ein Same das Leben im Nachbarsamen spürte. Diese Fragestellung war, glaube ich, berechtigt, und die Verneinung der Mitwirkung einer chemischen Reizung bei der Keimung nur erwiesen, wenn hinreichend isolirt ausgelegte Samen ebenfalls zur Keimung gelangten. Dies erwies ich durch Aussaat einzelner Samen in gesonderten Töpfen. Bei den Wettstein'schen Versuchen ist von einer derartigen Fragestellung, oder von Keimung ganz isolirt ausgelegter, einzelner Samen nirgends die Rede und ich glaube deshalb, ihm gegenüber mit dem gleichen Rechte wie gegenüber Koch behaupten zu können, dass erst ich in wirklich einwurfsfreier Weise nachgewiesen habe, dass bei der Keimung von Samen der grünen Halbschmarotzer eine chemische Reizung durch lebendes Gewebe nicht nöthig ist. Wettstein's Keimversuche mit, zwischen feuchtes Filtrirpapier gebrachten Samen beweisen nicht mehr als die Koch'schen Aussaaten in Erde. Auch hier hätten je einzelne Samen in geeigneter Weise ausgesäet, sagen wir auf die einzelnen Etagen eines Ständers zwischen Filtrirpapier ausgelegt werden müssen.

Koch's und Wettstein's wesentlich gleichlautende Sätze werden also durch mich bestätigt, doch meine ich ihnen durch meine Fragestellung eine sicherere Grundlage gegeben zu haben, als es die war, welche sie bisher besassen.

Der 2. Wettstein'sche Satz lautet: „Die Anlage der Haustorien ist von der Gegenwart geeigneter Nährwurzeln abhängig, erfolgt also wahrscheinlich durch chemotaktischen Reiz."

Meine Fassung ist ziemlich gleichlautend, nur fehlt das „Wahrscheinlich". Die Wettstein'sche Beweisführung für diesen Satz erschien mir nicht schlagend. Denn unmittelbar folgt auf diesen Satz 2 (in W.'s Monographie 7) Nachstehendes: „Diese letztere Thatsache

ergiebt sich auch aus einem Versuche, dessen Resultat in Taf. I, Fig. 2 naturgetreu dargestellt ist.“ Nun folgt die Beschreibung des Versuches, den ich angriff, weil meiner Ansicht nach durch ihn nicht entschieden wird, ob chemische Reizung oder Contact für die Ausbildung der Haustorien massgebend sei. Trotz aller Einwände W.'s halte ich meine geäusserten Bedenken gegen diesen Versuch und seine Ausführung vollständig aufrecht. Allein Wettstein sagt in den Bemerkungen „Erstens ist es ganz unrichtig, dass ich den von mir aufgestellten Satz aus dem erwähnten Versuche abgeleitet habe. Ich leitete ihn aus ganz einwurfsfreien Versuchsreihen ab etc.“ Diese Versuchsreihen finde ich in der Monographie zu wenig hervorgehoben und präcisirt, doch weist W. in den „Bemerkungen“ bestimmter darauf hin, indem er den oben citirten Satz folgendermassen beschliesst: „in denen ich zeigte, dass 1. in destillirtem Wasser kultivirte Pflanzen keine Haustorien bilden, und dass 2. in wurzelfreier Erde sich gleichfalls kein einziges Haustorium an den *Euphrasia*-Wurzeln bildete“. Besehen wir uns nun diese Versuche. Der erste bringt wohl keine Entscheidung; er zeigt einfach, dass unter den gegebenen Umständen keine Haustorien entstehen, ob Contact oder Chemotaxis bei ihrer Bildung wirken, bleibt vollkommen offen. Der zweite wäre entscheidend (er stimmt den Worten nach sogar mit meiner eigenen Beweisführung überein), wenn die Ausführung des Versuches eine richtige gewesen wäre. Allein wer den Originaltext vergleicht, muss unbedingt zur Auffassung kommen, dass W. unter „wurzelfreier Erde“ eine Kultur „in von anderen Nährpflanzen freier Erde“ gemeint hat, dass thatsächlich aber zahlreiche Euphrasien nebeneinander in solcher Erde gezogen wurden. (Man vergleiche auch, das bei der folgenden Erörterung der Punkte III und IV über die Kulturmethoden Gesagte.)

Wettstein hat offenbar übersehen, dass die Wurzeln dieser Parasiten sich gegenseitig mit Haustorien angreifen, und in der That sind diese Haustorien an den dünnen Wurzeln der schwächlichen Pflanzen solcher Kulturen auch sehr klein und verhältnissmässig rudimentär (Vergl. p. 87 meiner Abhandlung) und nur bei sorgfältigster Präparation nachzuweisen.

Wettstein erwähnt diese Haustorienbildung auch erst in einer 2., im September 1897 erschienenen Schrift[1]), gedenkt in der Monographie auch nicht der diesbezüg-

1) Oesterr. Botan. Zeitschrift, No. 9.

lichen bereits von Koch gemachten Mittheilungen. Warum endlich erwähnt Wettstein nirgends das in der Frage Massgebende, dass es sich um Einzelkulturen in den betreffenden Fällen gehandelt habe?

Zu erwähnen bleibt noch, dass die von Wettstein in seinen „Bemerkungen“, bei den Sätzen I u. II, oben gemachte Gegenüberstellung:

Wettstein 1896 Heinricher 1897

nicht richtig ist, da ich jene beiden Ergebnisse schon 1896 ausgesprochen habe[1]) und, wie eingangs angedeutet, die Priorität hier fraglich erscheint[2]).

Bezüglich der Sätze III u. IV handelt es sich darum, dass ich eine Reihe von Versuchsergebnissen W.'s, mit Rücksicht auf die Kultur-Methode, angriff. Wettstein hat seine Kultur-Methode folgendermassen beschrieben: „Meine ersten Versuche galten der Frage, wann in normaler Weise die Keimung erfolgt, wie lange die Keimfähigkeit der Samen erhalten bleibt und ob die Keimung von der Gegenwart einer Nährpflanze abhängig ist. Zu diesem Zwecke wurden zu verschiedenen Zeiten gesammelte Samen einerseits in Trögen angebaut, welche im Freien standen und in die einige Monate früher Grassamenmischungen ausgesäet wurden (Kultur-Methode A), andererseits in Erde, welche frei von Nährwurzeln war und gleichfalls im Freien stand (Kultur-Methode B), endlich in Keimschalen auf feucht gehaltenem Fliesspapier, welche zwischen den Fenstern eines warmen Zimmers standen.“ Die Kultur-Methode B soll nun nach den „Bemerkungen“ darin bestanden haben, dass jedes Samenkorn einzeln in einem Topf angelegt wurde. Wer liest aber dies aus der obigen Darstellung heraus? Jedem wird die Methode B als Gegenüberstellung zu A erscheinen, d. h., dass hier die

1) Berichte d. naturwiss.-med. Vereins in Innsbruck, XXII. Jahrg., 1896.

2) Zugeben muss ich hier, dass meine Bemerkung, dass die *Euphrasia*-Wurzel in Fig. 2, Taf. I der Monographie zu dick dargestellt ist, unberechtigt war; ich habe das der Figur beigegebene Zeichen „$^5/_1$“ übersehen. Auch gebe ich zu, dass die Abbildungen auf der meiner Abhandlung beigegebenen Tafel nicht sehr gut und durchaus correct sind, was mir Wettstein zur Revanche entgegenhält. Doch muss ich betonen, dass in jenen Punkten, auf welche im Texte Gewicht gelegt ist, keine Ungenauigkeiten vorliegen. Leider bin ich selbst kein Zeichner, und wie schwer wir in Innsbruck eine halbwegs geeignete derartige Kraft auftreiben, wie sehr unsere Arbeiten darunter gehemmt sind, darüber werden Wettstein alle meine Collegen gern aufklären.

Mitaussaat von Nährpflanzen unterblieb, aber eine gleichzeitige Aussaat ± zahlreicher *Euphrasia*-Samen in wurzelfreie Erde erfolgte.

Wettstein erklärt nun erstere Auffassung als „selbstverständlich“ und sagt, dass er nicht erwarten durfte, dass ihm die gröbsten methodischen Fehler bei den Kulturen zugemuthet würden. Damit schlägt er, wohl unbeabsichtigt, auf seinen verdienstvollen Vorgänger Koch, der die Einzelaussaaten auch unterlassen hat, aber es nie versuchte, dies zu leugnen. In physiologischen Fragen ist eine präcise Ausdrucksweise und Darstellung der Kulturversuche eben nothwendig und in methodischer Hinsicht dürften Wettstein's Versuche wohl nicht ganz einwandsfrei sein.

Wettstein polemisirt ferner mehrfach gegen meine „Dichtsaaten“. Ich habe dieses Wort vielleicht nicht immer ganz zweckmässig angewendet, indem ich es vorwiegend als kurze Bezeichnung im Gegensatz zu den Einzel-Aussaaten gebrauchte, ohne dass stets eine wirklich dichte Aussaat der Samen stattfand. In besonderen Fällen habe ich jedoch Erklärendes beigefügt. Indessen können Dichtsaaten bei den grünen Parasiten, wenn ihnen keine andere Wirthspflanze beigegeben wird, durchaus nicht als grober methodischer Fehler angesehen werden, sondern sind im Gegentheil nothwendig, da, wie ich nachwies, die Keimung sehr ungleichzeitig stattfindet, und man nach den von mir angestellten Aussaat-Versuchen (vergl. z. B. p. 82) nur ein Aufgehen ungefähr der Hälfte von den ausgelegten Samen im gleichen Jahre erwarten darf[1]). Bei der ungleichen Ausgeprägtheit des Parasitismus der verschiedenen Arten gelangt bei manchen erst auf Kosten sehr vieler Artgenossen ein Individuum bis zur Blüthen- und eventuell Fruchtbildung.

Punkt V ergab keine Differenz. Hingegen ist eine Anmerkung, welche Wettstein hier anfügt, zu berichtigen. Koch und Wettstein gaben der Ansicht Ausdruck, dass als Wirthspflanzen für *Euphrasia* wesentlich Angehörige der Monokotylen anzusprechen seien. Wettstein will eine gleiche Ansicht auch mir zuschreiben, indem er einen Bruchtheil eines Satzes citirt, der lautet: „Es ist auch erklärlich, dass die Glumaceen als Wirthe derselben besonders hervortreten.“ Diese Citirung ist aber gewiss nicht als correct zu

1) Wenigstens bei der Mehrzahl der grünen Halbschmarotzer.

bezeichnen, denn ich habe diesen Satz gewissermassen zur Entschuldigung der Ansicht von Koch und Wettstein gebraucht, und an ihn schliesst sich unmittelbar Folgendes an: „zum Theil ist dies schon eine Folge der einer Mehrzahl der grünen Schmarotzer gewöhnlich eigenen Standorte: Wiesen, grasige Halden u. s. w. Ich neige aber zur Anschauung, dass die Auswahl der Wirthspflanzen bei der Mehrzahl der grünen Halbschmarotzer keine weitgehende ist, sondern dass sie ergreifen, was sie eben finden.“ Hier liegt, glaube ich, doch deutlich der Kern meiner Auffassung, dem ich im Gegensatz zu jener Wettstein's, welcher die Hauptrolle bei der Ernährung der Euphrasien den Gramineen und Cyperaceen zuschrieb und weiter gesagt hatte[1]) „doch scheinen die Euphrasien geradeso wie andere Parasiten unter den ihnen zur Verfügung stehenden Arten eine Auswahl zu treffen und nur dann normal zu gedeihen, wenn ihnen bestimmte Pflanzen zur Verfügung stehen,“ Ausdruck gab. Ueberdies hatte ich vorausgehend schon gezeigt, dass *Odontites Odontites* auf zwei auf's Gerathewohl gewählten Dikotylen herangezogen werden konnte, und erwähnt, dass ich auch *Euphrasia*-Haustorien auf den Wurzeln einer andersartigen Dikotylen beobachtete. Wenn Wettstein nun in dieser Anmerkung auf den gleichen Beweis für *Euphrasia* (veröffentlicht in der Oester. Bot. Ztg. 1897, September-Nummer) verweist, wie gesagt, mit Uebergehung meiner bereits klar ausgesprochenen Auffassung, so muss ich feststellen, dass auch für *Euphrasia* die Priorität dieses Nachweises mir zukommt, denn ich habe bei einem am 7. Mai 1897 gehaltenen Vortrage, gelegentlich der Jahresversammlung des naturwiss. medic. Vereins zu Innsbruck (vergl. den XXIII. Jahresbericht dieses Vereines, p. XX) blühende *Euphrasia Rostkoviana* in einer mit *Möhringia trinervia* besetzten Topf-Kultur, ferner in einem anderen Topfe, in welchem die verschiedensten, aber ausschliesslich Dikotylen-Pflanzen vertreten waren, demonstrirt. Viel reicheres, diese Frage betreffendes Beleg-Material, das ich während des Sommers 1897 gewann, und das ich in den ersten Augusttagen 1897 auch dem früheren Assistenten Wettstein's, Herrn Prof. Matouschek, welcher mich gelegentlich seiner Durchreise besuchte, vorzeigte, kommt in einer späteren Abhandlung zur Sprache.

---

1) Monographie, p. 28.

Zu beleuchten kann ich auch Punkt VII in Wettstein's Bemerkungen nicht unterlassen. Ich citire die Sätze zunächst nach Wettstein.

VII. Wettstein 1896,	Heinricher 1897,
p. 25: „Die Samen verlieren, wenn sie nicht im nächsten Frühjahr zur Keimung kommen, ihre Keimfähigkeit."	p. 123: „Die Keimfähigkeit der Samen bleibt sowohl bei *Odontites* als bei *Euphrasia* und wohl bei sämmtlichen grünen parasitischen Rhinanthaceen zwei, selbst drei Jahre erhalten."

Hier giebt Wettstein zu, „dass H. eine Erweiterung unserer Kenntnisse gebracht hat"[1]), doch welch' schweren Stand man gegenüber W. hat, wenn die beiderseitigen Versuchsergebnisse differiren, ergiebt sich daraus, dass er jenem Zugeständnisse gleich hinzufügt „meine Angabe ist überhaupt nicht im Wesentlichen unrichtig". Das vermag ich allerdings nicht zu verstehen; ich glaube, Jedermann muss zugeben, dass die unter VII. angeführten Sätze W.'s und H.'s so abweichen, dass einer oder der andere falsch sein muss. Nun acceptirt Wettstein meinen Satz als richtig; wie dann der W.'s „im Wesentlichen nicht unrichtig" sein soll, begreife ich nicht.

Mit dem Bisherigen glaube ich die „Bemerkungen" Wettstein's genügend beleuchtet zu haben; auf seine im September 1897 veröffentlichte Mittheilung „Zur Kenntniss der Ernährungsverhältnisse von *Euphrasia*-Arten" einzugehen, wird sich noch an anderem Orte Gelegenheit bieten.

Innsbruck, den 2. Februar 1898.

1) In einem Ref. über meine Arbeit in der von Wettstein redigirten Oesterr. Botan. Zeitung und ebenso am Schlusse seiner „Bemerkungen" drückt sich derselbe folgendermassen aus: „Die Resultate, welche der Verf. bezüglich *Euphrasia* erzielte, sind nichts anderes als eine Bestätigung, nur in einem Punkte eine Ergänzung der vollständig gesicherten Beobachtungen des Ref."

Inhalt
des vorliegenden 1. Heftes, Band XXXII.

Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen.

Von

Friedrich Czapek.

Mit 7 Holzschnitten.

Einleitung:

Bemerkungen über thierische und pflanzliche Reizbewegungen.

Die natürliche Vorstellung, welche der Mensch vom „Lebendigen“ hat, ist damit eng verknüpft, dass wir an den betreffenden Körpern Bewegungen wahrnehmen, deren Ursache uns bei der Beobachtung verborgen bleibt. Die lebenden Dinge „bewegen sich von selbst“, wie das naive Gemüth bald mit Staunen, bald mit Grauen bemerkt, und der Unwissende schreibt selbst solchen Gegenständen, z. B. Maschinen, die sich bewegen, Leben zu, von welchen der Kundige die gleiche Auffassung niemals hegen kann. Es ist die Bewegung ohne menschliches Zuthun, ohne direct verständliche Ursache, eine im Allgemeinen charakteristische Eigenschaft des lebenden Körpers. Ungemein häufig tritt diese Beweglichkeit der Organismen auf äussere Anstösse, Reize, hin in Erscheinung, und wir tragen diesem Umstande Rechnung durch den Ausdruck „Reizbewegungen.“ Die Lebhaftigkeit und Schnelligkeit unterscheidet die thierischen von den pflanzlichen Reizbewegungen in den meisten Fällen in sehr auffallender Weise. Nicht nur für das allgemeine menschliche Urtheil, sondern auch für die botanische Wissenschaft selbst, bestand bis in die neue Zeit hinein eine Schranke zwischen den Reizbewegungen der Pflanzen und Thiere. Seit Aristoteles' Tagen wurde die Bewegung der Thiere in Gegensatz gebracht zu den Bewegungen der Pflanzen, mit der Begründung, dass Thieren Empfindung zukomme, Pflanzen jedoch nicht. Sehr charakteristisch für das menschliche Denken ist es, dass man alsbald (als Aus-

nahmen) „empfindende Pflanzen“ zuliess, als man mit den raschen Reizbewegungen der *Mimosa*, Oxalideen u. a. genauer bekannt wurde. Die Orientirungsbewegungen der Pflanzentheile gegen Licht, Gravitation, Feuchtigkeit blieben aber nach wie vor ausgeschlossen von dieser Auffassung, und die hie und da auftauchenden geist- und phantasievollen Anschauungen einzelner Forscher, welche eine „Pflanzenseele“ annahmen, können wir als wissenschaftlich nicht begründet übergehen[1]). Trotz Dutrochet's[2]) scharfsinniger und genialer Aeusserungen, dass wir es in den Orientirungsbewegungen mit ausgelösten Vorgängen zu thun haben, blieb bekanntlich die mechanische Deutung derselben die herrschende, bis J. Sachs[3]) in seinen Arbeiten über helio- und geotropische Reizbarkeit diesen Gedanken uns zum wissenschaftlichen Gemeingut machte, und zugleich durch die Idee der specifischen Energien vergleichende Ausblicke auf thierische und pflanzliche Reizbewegungen vermittelte. Es waren aber eigentlich die epochal wirkenden Forschungen Darwin's über das Bewegungsvermögen der Pflanzen (1880), welche der Ansicht Bahn brachen, dass die Bewegungen aller Organismen in ihren wesentlichen Phasen zu analogisiren seien. Pfeffer[4]) gab uns bekanntlich sodann zum ersten Male eine klare, universell gültige Auffassungsweise der Reizbewegungen, indem er ihren allgemein physikalischen Charakter als ausgelöste Vorgänge betonend für alle künftigen Forschungen den exact wissenschaftlichen Weg eröffnete.

---

1) Von neuerer Literatur zur Geschichte unseres Gegenstandes sei besonders hervorgehoben Pfeffer's äusserst fesselnder und anregender Vortrag „Die Reizbarkeit der Pflanzen“. Sep.-Abdruck aus den Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Naturforscher und Aerzte, 1893. Ferner F. Noll, Das Sinnesleben der Pflanzen. Sonder-Abdr. aus Ber. über d. Senckenb. naturf. Gesellsch. in Frankfurt a. M., 1896. — Aeltere Angaben siehe Treviranus, Physiologie der Gewächse, Bonn 1835, Bd. I, p. 18; Fechner [Nanna (1848)] hält trotz seiner Annahme einer Pflanzenseele die Reizbewegungen von *Mimosa*, *Berberis* für etwas besonderes gegenüber den Orientirungsbewegungen und wehrt sich gegen die Analogisirung mit thierischen Reflexen; Meyen, Neues System der Pflanzenphysiologie, III. Bd. (1839), p. 473 ff.; ferner Martius in Meyen's Jahresbericht (1837), p. 2 und Wetter, ebenda 1839, p. 158.

2) H. Dutrochet, Recherches anatomiques et physiologiques sur la structure intime des animaux et des végétaux, Paris 1824, p. 105 und 107.

3) Besonders in der Arbeit „Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile“. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, II. Bd., p. 282. — Vergl. auch Noll, Sinnesleben der Pflanzen (1896), p. 66.

4) Pflanzenphysiologie, 1. Aufl. (1881), Bd. II, p. 117, 178, 286, 327 u. a.; Die Reizbarkeit der Pflanzen (1893), p. 75—77.

Jene Thatsache, mittelst welcher Ch. Darwin vor allen anderen unsere moderne Anschauung erschloss, war die Feststellung von Organtheilen an Pflanzen, welche allein befähigt sind den zur Bewegung führenden Reiz aufzunehmen, nicht aber selbst die Reaction ausführen und wobei die Reizreaction in räumlich getrennten Partien des Organs erfolgt. So fussen wir in erster Linie auf Darwin's berühmten Versuchen über die Sensibilität der Wurzelspitzen und der Spitzen von Graskeimscheiden, Versuchen, deren Richtigkeit späterhin eine glänzende Bestätigung fand. Hiermit war an günstigen Objecten einwandsfrei gezeigt worden, dass Reizaufnahme und Reizreaction auch bei pflanzlichen Reizbewegungen als zwei grundsätzlich verschiedene Phasen der Lebenserscheinung aufzufassen sind.

Von selbst richtet sich nun der Blick des vergleichenden Physiologen auf eine comparative Zusammenstellung animaler und vegetabilischer Reizbewegungen, und man muss sich fragen, mit welchem Object des thierphysiologischen Laboratoriums sich etwa die pflanzlichen reizbaren Organe vergleichen liessen.

Das in der allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie so viel benutzte Froschpräparat, bestehend aus dem m. gastrocnemius und dem versorgenden n. ischiadicus zeigt uns sofort ein Object, welches bei der üblichen Versuchsanstellung eine localisirte Aufnahmszone im Nerven und eine räumlich getrennte Reactionszone im Muskel für chemische, mechanische, thermische oder elektrische Reizung aufweist. Wie von der Wurzelspitze aus ein geotropischer Reiz aufgenommen und nach der Krümmungszone weitergeleitet wird, um dort die Action zu veranlassen, so nimmt der Nerv bei z. B. elektrischer Reizung den Reiz auf, leitet ihn weiter zum Muskel, welcher als sichtbaren Reizeffect die Zuckung ausführt. Die Analogie erstreckt sich ferner auch auf den Umstand, dass die äusserlich wahrnehmbaren Reactionsvorgänge dieselben sind, wie immer auch die Natur der erregenden Reizursache geartet war. Die Muskelzuckung ist für chemische, elektrische, thermische Reizung gleich; die Krümmung der Keimwurzel ist dieselbe, ob wir nun geotropisch, hydrotropisch, rheotropisch u. s. f. reizen. Für das thierische und pflanzliche Versuchsobject existirt also eine analoge Verkettung von Phasen des Reizvorganges, ausgesprochen im Vorhandensein von Reizaufnahms-, Reizleitungs- und Reizreactionsvorgängen, wobei selbstverständlich die Natur jedes einzelnen dieser Vorgänge ausser Betracht bleibt, und jeder denkbaren Art sein kann. Sie können wie die

variablen Grössen einer mathematischen Formel jeden Werth zwischen bestimmten Grenzen annehmen, während sie in ihren Beziehungen zu einander ein charakterisirtes Ganzes bilden.

Ein essentieller Unterschied zwischen den in Rede stehenden thierischen und pflanzlichen Objecten liegt jedoch nicht allein in der Thatsache, dass auch der Muskel, nicht der Nerv allein, directer Reizung zugänglich ist (die Wurzeln sind absolut unfähig in der Actionszone den Reiz aufzunehmen), sondern auch darin, dass das dem Muskel anhängende Nervenstück nicht der Aufnahmsapparat für eine normale im lebenden Thiere stattfindende Erregung ist, während die Wurzelspitze einen normal in Function tretenden Aufnahmsapparat darstellt.

Einem mit natürlich gegebenem Aufnahmsapparat ausgerüsteten Reizbewegungsmechanismus begegnen wir in der Thierphysiologie erst in Präparaten, welche zum Mindesten das Rückenmark mit den Austrittsstellen der Ischiadici in Verbindung mit den beiden Hinterextremitäten enthalten. Die Vorgänge müssen unter Theilnahme des nervösen Centralorgans, centripetaler und centrifugaler Nervenleitung verlaufen. Beim Thier unterscheidet man bekanntlich zwei Formen von Reizbewegungen, insofern hierzu die Mitwirkung des Centralorgans nöthig ist: einmal die unmittelbar vom sensiblen Nerv im Rückenmark oder in bestimmten Gehirnstammcentren auf die motorischen Bahnen übertretenden Reflexvorgänge; zweitens diejenigen Reizvorgänge, welche unter Zwischentreten der Gehirnrinde vor sich gehen, zum Bewusstsein kommen, also mit psychischen Vorgängen verknüpft sind. Die äussere Erscheinung des Vorganges kann aber vollkommen identisch sein für beide Fälle.

Von einer Anwendung dieser auf die Vorkommnisse an hochstehenden Thieren und am Menschen zugeschnittenen Eintheilung auf die Pflanze kann schlechterdings nicht die Rede sein. Schon bei den niederen Thierformen ist es nicht möglich, reflectorische und psychische Vorgänge zu differenziren.

Ich möchte aber trotz des mangelnden Gegensatzes von psychischen Vorgängen vorschlagen, den Sinn des Terminus „Reflex" etwas abändernd, auch die pflanzlichen Reizbewegungen als reflectorisch ausgelöst zu bezeichnen, und von pflanzlichen Reflexbewegungen zu sprechen[1]).

1) In Uebereinstimmung mit F. Oltmanns. Flora 1892, p. 265.

In jüngster Zeit ist es in der physiologischen Botanik üblich geworden von Sensibilität oder Empfindlichkeit der Aufnahmsapparate gegen äussere Reize zu sprechen. Dieser Sprachgebrauch ist im Hinblick auf die thierphysiologische Nomenclatur vollkommen correct und correspondirt mit der Thatsache, dass als „sensible" Nerven ganz allgemein centripetal leitende, vom Aufnahmsorgan zum Centrum führende Bahnen bezeichnet werden. So wie wir beim Thier den sensibeln oder centripetal wirkenden Apparat und den motorischen Apparat unterscheiden, so können wir analoger Weise auch bei pflanzlichen Organen von Sensibilität und Motilität sprechen. „Sensibilität" im übertragenen Sinn wird bei thierischen Reflexvorgängen und psychischen Processen in gleicher Weise angenommen und soll nur die Empfänglichkeit für den äusseren Reiz bezeichnen.

Bekannt ist es, dass der Aufnahmsapparat bei pflanzlichen Objecten öfters, so wie es bei höheren Thieren die Regel ist, ein räumlich gesondertes Organ darstellt, wie wir es in der Spitze von Haupt- und Nebenwurzeln, in der Keimscheidenspitze der Gräser, in der Lamina vieler Laubblätter, endlich in den Fühltüpfeln der Ranken und Fühlpapillen mancher Filamente vor uns haben. Wo der Aufnahmsapparat topisch nicht differenzirt erscheint, sondern sich gemeinsam mit dem Reactionsapparat in einem und demselben Organtheil findet, wie z. B. in vielen Sprosstheilen, da lässt sich das Vorhandensein von gesondert vor sich gehenden Aufnahms- und Reactionsprocessen durch geeignete Versuchsanstellung ebenfalls erschliessen. Man braucht hierzu nur die Verschiedenheit der Existenzbedingungen für Reizaufnahme und Reizaction heranzuziehen, wie zuerst von mir angegeben worden ist[1]). Ein bequemes Mittel ist z. B. bei Keimwurzeln, Hypokotylen, die Anwendung von niederen Temperaturen, welche innerhalb 12—18 Stunden wohl die Induction von Reizbewegungen, nicht aber die Ausführung der Reaction zulassen.

Wir bezeichnen diesen Reizaufnahmsapparat nach dem Vorgange Pfeffer's als perceptorisch thätiges Organ des Reflexbogens[2]).

---

1) Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVII, p. 269 ff.

2) Mac Dougal's [The Curvature of Roots, Botanical Gazette (1897), p. 322] Einwände gegen diesen Wortgebrauch sind gegenstandslos, weil (wenigstens im deutschen wissenschaftlichen Wortschatz) für den psychischen Vorgang des Erkennens von Empfindungsqualitäten der Ausdruck „Apperception" eingeführt ist. Der von Mac Dougal proponirte Terminus „sensory zone" ist im Uebrigen ebenfalls acceptabel.

Ob nun eine Localisirung des Perceptionsorgans stattgefunden hat oder nicht, so sind doch stets Vorgänge nothwendig, welche den percipirten Reiz zweckentsprechend dem Actionsorgan zuleiten. Bei räumlich geschiedenem Perceptionsorgan muss der Reiz in andere Organbezirke, welche der Ausführung der Reaction dienen, fortgeleitet werden; bei Abwesenheit einer entsprechenden topischen Differenzirung ist eine weitgehende Reizleitung aus dem Grunde nöthig, weil die Zellen des Actionsapparates nach ihrer Rolle im Reactionsvorgang verschieden und in bestimmter Weise innervirt werden müssen, damit sie in der Action correlativ thätig zusammengreifen können. Zum gleichen Ziele führende Vorgänge müssen wir selbst im Protoplasma einer sich geotropisch krümmenden *Caulerpa* oder eines *Phycomyces* annehmen.

Differenzirte ductorisch thätige, demnach den thierischen Nerven functionell vergleichbare Elemente sind im Pflanzenreiche selten, und wir haben solche nur durch die Untersuchungen Haberlandt's[1]) in den reizleitenden Zellen der Mimosen wenigstens (wohl auch bei anderen verwandten reizbaren Pflanzen noch aufzufinden) bisher kennen gelernt. Die in zahlreichen thierphysiologischen Schriften vorgetragene Meinung, als ob nur der Mangel an differenzirten Elementen, die der Reizleitung dienen, die Ursache des relativ langsamen Verlaufes der pflanzlichen Reflexbewegungen wäre, ist aber jedenfalls dahin zu berichtigen, dass es hierbei nicht auf die Existenz derartiger "Nerven"zellen, sondern auf die Natur der Leitungsvorgänge ankommt.

So zweifellos es auch ist, dass ein dem thierischen Reflexcentrum analog thätiges Organ ebenso in reizbaren Pflanzentheilen vorhanden sein muss, ein Organ, in welchem der Umsatz der zugeführten Erregung in die active Bewegung erfolgt, so wissen wir derzeit noch nichts Genaueres über den etwaigen Sitz des fraglichen Organs bei räumlich getrennter sensibler und motorischer Zone, oder über die Eigenschaften der vermittelnden Elemente. Was sich bisher in dieser Hinsicht ermitteln liess, findet sich in dem Capitel über Reizleitung, ferner bei den Betrachtungen über Reizstimmung in der vorliegenden Arbeit zusammengestellt. Die Sache ist deswegen von Interesse, weil sie Aufklärung bringen muss, ob wir die sensiblen Apparate der Pflanzen, z. B. die Wurzelspitze als Sinnesapparat oder als Sensorium aufzufassen haben.

---

1) G. Haberlandt, Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze. Leipzig 1890.

So wie die Muskelzuckung am thierischen Präparat, so ist natürlich auch die Reizkrümmung oder andersartige Reizreaction an Pflanzen eine Action für sich, welche wir uns zu der zugeleiteten Erregung des motorischen Apparates nur im Zusammenhang eines auslösenden Vorganges und einer ausgelösten Action zu denken haben. Der Thierphysiologe behandelt dementsprechend seit jeher die motorische Action von der Nervenphysiologie getrennt in der Muskelphysiologie, und in dem Laufe der letzten Forschungsperiode hat sich selbstthätig in der botanischen Physiologie der gleiche Vorgang ausgebildet, nämlich die Reizreaction als ein durch den Gegenstand und die Methoden vollkommen selbstständiges Capitel der Reizphysiologie hinzustellen. Dementsprechend wird die vorliegende Arbeit sich mit den motorischen Vorgängen, der Krümmungsmechanik und anderen Motilitätserscheinungen nicht weiter beschäftigen, als es zur allgemeinen Behandlung der geotropischen Reflexbewegungen nöthig ist.

Derjenige, welcher sich heute mit den Intensitäts- und zeitlichen Verhältnissen der pflanzlichen Reflexbewegungen, mit den verschiedenen Abhängigkeitsverhältnissen von der variabeln Reizursache beschäftigt, stösst auf vielfache Schwierigkeiten in Bezug auf die Bezeichnung mehrerer zeitlicher Factoren. Man spricht von „Inductionszeit“, wenn es sich um die Einwirkungsdauer des Reizes handelt, aber ebenso, wenn die Zeit zwischen Reizungsbeginn und Reactionseintritt bezeichnet werden soll. Aehnlich ist es mit dem Worte „Latenzperiode“, wie es in verschiedenen Schriften gebraucht wird. Es ist deshalb nothwendig hier bestimmte Begriffe zu schaffen, und hierbei wird es sich empfehlen, die Nomenclatur an die in der Thierphysiologie übliche anzulehnen.

Als Präsentationszeit wird von den Thierphysiologen jene Zeitdauer bezeichnet, welche die Thätigkeit der Reizursache mindestens währen soll, damit eine Wahrnehmung und eine Reflexbewegung erfolgt. Diesen Terminus wende ich auch bei Pflanzen für die kleinste Reizungsdauer an, welche noch eine Reflexbewegung erzeugt. Die Präsentationszeit ist bekanntlich nicht für alle Reizgattungen bei Mensch und Thier gleich, wie zahlreiche Bestimmungen ergeben haben. Die kleinsten Werthe wurden gefunden für die optischen Reize. Es ist von Interesse, dass die Beobachtungen, welche ich an verschiedenen pflanzlichen Objecten anstellte, sehr oft ein ähnliches Resultat hatten.

Als Reactionszeit wurde von Exner das Zeitintervall zwischen Beginn und Wirksamkeit der Reizursache und dem ersten Beginn der äusserlich sichtbaren Reizreaction bezeichnet. Ich übertrage diesen Begriff unverändert auf die pflanzlichen Reflexbewegungen, und folge hierbei Pfeffer[1]).

Wenn ein reizbares Pflanzenorgan aus irgend einem Grunde trotz ungestörter Reizperception die zugehörige Reaction nicht ausführen kann, z. B. mechanisch an der Ausführung der Letzteren gehindert wird, so verbleibt dem Pflanzenorgan nach Sistirung des hindernden Einflusses und nach gleichzeitigem Aufhören der äusseren Reizung die Fähigkeit, als „Nachwirkung" eine Reaction auszuführen, geschwächt oder ungeschwächt. Es dauert jedoch diese Fähigkeit nur eine gewisse Zeit hindurch an, bis die Erregung durch den Reiz verklungen ist. Wir werden zu zeigen haben, dass die Bestimmung dieses Zeitraumes in mannigfacher Hinsicht für die Erforschung der Reflexvorgänge von Bedeutung ist. Dies trifft vielleicht nicht nur für die relativ langsam verlaufenden vegetabilischen Reflexerscheinungen zu, sondern auch für die animalen, wenn auch diesbezügliche Untersuchungen noch ausstehen. Ich bezeichne den Zeitabschnitt, während welches nach Aufhören der Thätigkeit des physikalischen Reizes jeder Zeit noch eine nachträglich erfolgende Reizreaction auf denselben früheren Reiz beliebig ausgelöst werden kann, als Impressionszeit.

Erster Abschnitt.

Die Vorgänge bei der Reizaufnahme.

Wenn wir einstweilen ganz absehen von der Frage, wie wir uns die physikalische Einwirkung der Schwerkraft auf die geotropischen Aufnahmsapparate zu denken haben, so handelt es sich zunächst darum, die Abhängigkeit des Perceptionsvorganges von verschiedenen Factoren nach Intensität und Zeitdauer zu erforschen, und dann zu sehen, ob sich durch Vermittlung dieser Resultate irgendwelche Einblicke in die Natur der Perceptionsvorgänge gewinnen lassen. Als solche Factoren, zu denen die geotropische Perception im Abhängigkeitsverhältniss steht, kommen in Betracht: Reizungsdauer, Grösse der einwirkenden Massenbeschleunigung,

1) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Bd. (1881), p. 332.



Grösse des Neigungswinkels gegen die Gleichgewichtslage, Herabsetzung und Steigerung der Sensibilität durch chemische, thermische und traumatische Einwirkung.

Capitel I.

Reizaufnahme und Reizungsdauer.

Die Dauer der Reizung und die hierdurch gesetzte Erregung im sensiblen Organe stehen bei gleichbleibender Stärke des einwirkenden Reizes (demnach bei gleicher Kraftgrösse und gleichem Neigungswinkel gegen die Gleichgewichtslage) in einem bestimmten Abhängigkeitsverhältnisse. Bei einer bestimmten minimalen Dauer überschreitet die Reizung die Wahrnehmbarkeitsgrenze, sie wird percipirt. Mit einer weiteren Zunahme der Reizeinwirkungsdauer wächst auch die Intensität der Wahrnehmung oder Reizperception, bis von einem gewissen Betrage der Einwirkungszeit an die Aufnahmsvorgänge nicht mehr an Intensität zunehmen, indem ihr Maximum erreicht ist. Als Maass für die Intensität der Reizperception haben wir einerseits die Schnelligkeit des Reactionseintrittes, andererseits die Winkelgrösse der erreichbaren Nachkrümmung. Selbstverständlich müssen ganz bestimmte äussere (Temperatur-, Licht-, Feuchtigkeits-)Verhältnisse hierbei als constant gesetzt werden, und es sind z. B. für Wurzeln die üblichen Bedingungen des dunklen, dampfgesättigten Raumes bei einer bestimmten in der Nähe des Wachsthumsoptimums gelegenen Temperatur vorausgesetzt.

Die Untersuchungen gliedern sich dementsprechend in die Feststellung der minimalen Reizungsdauer, welche eben noch zur Perception des Reizes führt (Präsentationszeit), und in die Aufsuchung des Verlaufes der Kurve, welche die Intensität der Reizperception für verschieden lange dauernde Reizung angiebt.

a) Präsentationszeit.

Die Versuche zur Bestimmung der Präsentationszeit wurden angestellt, indem als Reagens die geotropische Nachkrümmung auf dem Klinostaten diente, und als Minimum der eben wahrnehmbaren Reizwirkungsdauer jene Zeit angenommen wurde, nach welcher eben noch eine Spur geotropischer Nachkrümmung constatirt werden konnte. Dementsprechend wurden die Versuchsobjecte horizontal

gelegt und partienweise zu verschiedenen Zeiträumen auf den Klinostaten gebracht. Hierbei ergab sich auch, dass die Krümmung nach Ueberschreiten der minimalen Reizdauer umso schneller eintrat, je länger die Reizung gedauert hatte, eine Erscheinung, welche später behandelt werden wird.

In dieser Art wurden Bestimmungen für eine Reihe als geotropisch empfindlich bekannter Objecte ausgeführt, besonders im Hinblick darauf, wie klein überhaupt eine geotropische Präsentationszeit werden kann. Sämmtliche Versuche beziehen sich auf eine Temperatur von 25° C. Ueber diese hinaus tritt wohl noch eine kleine Depression der Präsentationszeit auf, welche jedoch nicht mehr genau festzustellen ist, zumal die Fehlergrenze der Methode bei 5 Minuten liegt.

So beträgt die geotropische Präsentationszeit 15 Minuten für die Sporangienträger von *Phycomyces nitens*, für die Keimscheide von *Avena sativa* und *Phalaris canariensis*, für das Hypokotyl von *Beta vulgaris*. 20 Minuten für die Keimwurzel von *Pisum sativum*, *Lupinus albus*, *Zea Mays*, *Cucurbita Pepo*, für das Hypokotyl von *Helianthus annuus*. 50 Minuten für die Keimwurzel von *Vicia faba* (grosssamig) und das erste epikotyle Stengelglied von *Phaseolus multiflorus*.

Kleiner als 15 Minuten fand ich die geotropische Präsentationszeit niemals, und es dürfte daher der Schluss berechtigt sein, wenn man als überhaupt zu beobachtende minimale geotropische Präsentationszeit approximativ 15 Minuten ansetzt. Die verwendete Methode giebt natürlich stets zu grosse Werthe, weil man erst deutliche Krümmungen sicher constatiren kann, und ein Ausbleiben der eben merklichen Krümmungen an sich noch nicht direct ein Nichtwahrnehmen bedeutet. Andererseits kann, wie vielfältige Erfahrungen lehren, die Präsentationszeit die Dauer mehrerer Stunden erreichen. Ueber die längsten Zeiträume, welche die geotropische Präsentationszeit erreichen kann, habe ich speciell keine vergleichenden Untersuchungen angestellt. Diese Präsentationszeit ist selbstverständlich beträchtlich kleiner als die Reactionszeit, oder jene Frist, welche vom Reizungsbeginn bis zum äusserlich sichtbaren Reactionsbeginn verstreicht. So beginnen sich die meisten Keimwurzeln aus der Horizontalstellung erst nach frühestens 30 Minuten abwärts zu krümmen, während bereits eine 20 Minuten währende Reizung von ihnen bestimmt wahrgenommen wird.

Nach Versuchen Darwin's[1]) beginnen phototropisch gereizte Keimscheiden von *Phalaris canariensis* bereits nach 4—9 Minuten Dauer einer einseitigen Beleuchtung in ihrer Circumnutation eine deutliche Beeinflussung durch das Licht zu zeigen. Es wäre hier daher die Reactionszeit nach Darwin nur wenige Minuten lang. Meine Versuche ergaben für *Phalaris* und *Avena* bezüglich Phototropismus 7 Minuten Präsentationszeit, und zwar gilt dieser Werth für verschiedene Kulturrassen dieser Pflanzen. Man müsste daher hier annehmen, dass die Präsentationszeit nur sehr wenig, oder gar nicht kürzer währt, als die Reactionszeit. Freilich ist die Reactionszeit nach Darwin ein anderer Begriff, als der von mir aufgestellte. Es wird überhaupt Sache gegenseitigen Uebereinkommens sein, diesen Begriff zu normiren. Nur meine ich, dass man deshalb besser den Krümmungsbeginn als Reactionsanfang nimmt, weil derselbe immer leicht und scharf festgestellt werden kann. Darwin selbst betont, dass es schwierig sei die Beeinflussung der Circumnutation zu untersuchen, einmal wegen der Schnelligkeit der Bewegung (bei mikroskopischer Beobachtung), andererseits wegen grosser individueller und durch das Alter gegebener Differenzen.

Von einigem Interesse ist ein Vergleich der Präsentationszeit für verschiedene Richtungsreize an einem und demselben Object unter sonst gleichen Bedingungen.

So beträgt die Präsentationszeit für:

	Geotrop.	Phototrop.	Hydrotrop.
Avena sativa, Coleoptile etiolirt . .	15′	7′	
Sinapis alba, Hypokotyl „ . .	15′	10′	
Beta vulgaris, „ „ . .	15′	10′	
Zea Mays, Keimwurzel	20′		30′
Helianthus annuus, Hypokotyl . .	20′	20′	
Phaseolus multiflorus, Epikotyl . .	50′	50′	
Phycomyces nitens, Sporangienträger	15′	7′	

Es übertreffen demnach die geotropischen Werthe bei Keimpflanzen und anderen Objecten die phototropischen im Allgemeinen, mitunter um ein beträchtliches, d. h. die Lichtreize werden rascher wahrgenommen als die geotropischen oder hydrotropischen. Für die animalen Reflexbewegungen hat man ganz analog gefunden, dass

1) Bewegungsvermögen (1881), p. 394.

die Präsentationszeit für optische Reizung kürzer ist als für die übrigen Sinneswahrnehmungen. Thier und Pflanze stimmen in dieser Hinsicht im Grossen und Ganzen überein, wenn es auch natürlich in beiden Gebieten an Ausnahmen nicht fehlt.

b) Abhängigkeit der Erregungsintensität von der Reizdauer.

Die Abhängigkeit der Intensität der Perception von der Reizungsdauer spricht sich einmal aus in der Grösse der Reactionszeit, d. h. in der Schnelligkeit des Krümmungseintrittes; zum andern aber auch in der Winkelgrösse der Krümmung, welche nach Aufhören der geotropischen Reizung auf dem Klinostaten erreichbar ist. Man kann also sowohl die Reactionszeit, als die Reactionsgrösse als Maass für die Lebhaftigkeit der Wahrnehmung benutzen.

Wenn man nach der oben angegebenen Methode untersucht, wie gross die Präsentationszeit für ein bestimmtes geotropisch reizbares Object ist, so kann man sich stets davon überzeugen, dass die länger exponirten Gruppen schon lange deutliche Reaction auf dem Klinostaten zeigen, wenn an den eben hinreichend exponirten und daher bereits länger auf dem Klinostaten befindlichen Partien noch keine Spur von Krümmung sichtbar ist. Diese letzteren Objecte beginnen ihre Krümmung zuletzt. Im weiteren Gange des Versuches vermindert sich die Differenz in der Reactionsgrösse etwas, jedoch lange nicht in dem Maasse, als dass nicht grosse Unterschiede im Krümmungswinkel, je nach der Expositionsdauer, hervorträten. Bei weiterer Ausdehnung der Beobachtung tritt als Differenz vermehrendes Moment noch hinzu, dass an den kürzer exponirten Objecten der autotropische Krümmungsausgleich ungleich raschere Fortschritte macht, als an den längere Zeit gereizten Pflanzen.

Nimmt man einfach die Reactionszeit als Maass der Erregungsintensität bei variabler Reizungsdauer, so kann man natürlich nicht länger exponiren, als eben bis vor Vollendung der den Versuchsumständen entsprechenden Reactionszeit, d. h. für die meisten Keimwurzeln, Hypokotyle u. a. (optimale Reactionsbedingungen vorausgesetzt) 60—80 Minuten. Die untersuchbaren Zeiten liegen zwischen 20 Minuten (gewöhnliche Präsentationszeit) und 60—80 Minuten. Die Pflanzen mit der Expositionsdauer 60, 50, 40, 35 Minuten krümmen sich rasch hintereinander geotropisch, nachdem sie auf

den Klinostaten gebracht worden sind, so dass sie alle 90 Minuten nach Beginn der Reizung Beginn der Reaction zeigen. Die weniger als 35 Minuten lang gereizten Gruppen folgen mit ihrer Reaction in immer längeren Pausen nach, so dass es bei 20 Minuten hindurch exponirten Pflanzen 2—3 Stunden währt, ehe wir Krümmungsbeginn notiren können. Die Reactionszeit ist also nicht etwa der Expositionsdauer umgekehrt proportional, sondern fällt mit deren Steigerung von der Präsentationszeit an erst langsam, worauf eine rasche Abnahme bis zum erreichbaren Minimum folgt. Beistehende Kurve legt dieses Verhältniss dar. Die Expositionszeiten sind als Ordinaten, die Reactionszeiten als Abscissen ausgedrückt. Sie bezieht sich auf Versuche an Keimwurzeln von *Lupinus albus*.

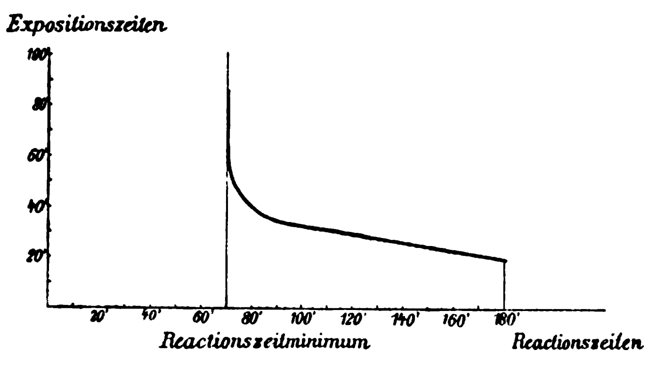


Fig. 1.

Wenn wir uns eine andere Kurve derart construiren, dass wir für die verschiedenen Expositionszeiten die maximalen Winkelgrössen der erreichbaren Krümmung als Ordinaten auftragen, so gelangen wir zu einem ganz ähnlichen Kurvenverlauf. Dies bedeutet nichts anderes, als dass die Reactionsgrösse, welche wir als Maass der Wahrnehmungslebhaftigkeit ansehen, von der Präsentationszeit an erst langsam zunimmt, dann jedoch rasch und das erreichbare Maximum bald erreicht, um fortan auf dieser Höhe zu verbleiben.

Hieraus ergiebt sich, dass der äussere Reiz nicht nur gewisse Zeit (-Präsentationszeit) fortwirken muss, um eine Reaction auszulösen, sondern dass auch eine Verlängerung der Reizdauer über die Präsentationszeit hinaus einen Effect hat, indem die Perception intensiver wird. Die Erregung kann man noch viel weiter steigern, wenn man die Versuchsobjecte über die Reactionszeit hinaus geo-

tropisch reizt und eine Krümmung durch übergeschobene Glasröhrchen während der Reizung verhindert.

Je länger wir reizen, desto längere Zeit nimmt die Krümmung an den befreiten Wurzeln auf dem Klinostaten zu, erreicht immer grössere Winkel und wird immer schwieriger ausgeglichen[1]). Es muss nach diesen Ergebnissen die Erregungsintensität mit zunehmender Reizdauer sich ausserdem in einem Wachsen der Impressionszeit, d. h. einem vermehrten Nachhalten der Erregung äusseren. Das Maximum der Impressionszeit wird bei Lupinenwurzeln bereits durch 4stündige Reizung erreicht. Eine Krümmung kann 48 Stunden hindurch jederzeit nach Befreien aus der Fixation erhalten werden und wird nicht mehr auf dem Klinostaten autotropisch ausgeglichen. Reizung über 4 Stunden steigert die Erregung nicht mehr. Auch hier ist die Erregungssteigerung mit zunehmender Reizdauer eine erst langsame, dann immer raschere, und das Maximum wird relativ bald erreicht.

c) Zur Klinostatentheorie.

Unsere Betrachtungen über Präsentationszeit, Reizdauer und Erregungsgrösse geben uns endlich Anlass einer weiteren anwendbaren Methode zu gedenken, welche sich verschiedener Rotationsgeschwindigkeit des Klinostaten bedient und einen Beitrag zur Theorie dieses Apparates liefert. Aus der Thatsache, dass zur Wahrnehmung eines Reizes eine Einwirkungsdauer von bestimmter Länge nothwendig ist, folgt unmittelbar, dass behufs Eliminirung jeder Reizkrümmung durch Anwendung des Klinostaten die Rotation so rasch vor sich geht, dass keine Stellung der Pflanze so lange innegehalten wird, als die Präsentationszeit währt. Man kann für den praktischen Zweck supponiren, dass in einer Rotation vier verschiedene Hauptstellungen, entsprechend den vier Quadranten, angenommen werden. Jeder Rotationsquadrant muss in einer kleineren Zeit, als die Präsentationszeit beträgt, durchlaufen werden, falls eine Reizkrümmung sicher vermieden werden soll. Dass diese Ueberlegung richtig ist, lässt sich für Licht- und Schwerkraftsreize an Keimlingen leicht erweisen Wir fanden für *Avena*-Keimlinge eine Präsentationszeit von 7 Minuten für phototropische Reizung.

1) Man vergleiche hierzu die Tabelle über hierher gehörige Versuche in meinen „Untersuchungen über Geotropismus". Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVII, p. 315 (1895).

Daraus würde folgen, dass jede Rotationsdauer, welche grösser ist als 28 Minuten Umlaufszeit, die phototropische Krümmung nicht eliminirt. Man kann nun thatsächlich zeigen, dass die Pflanzen bei mehr als 30 Minuten Umlaufszeit nicht mehr vertical bleiben bei einseitiger Beleuchtung, sondern sich entsprechend phototropisch krümmen. Als Klinostat für alle einschlägigen Versuche wurde das Pfeffer'sche, von Albrecht in Tübingen gebaute, ausgezeichnete Instrument benutzt, welches bei reizphysiologischen Untersuchungen überhaupt schwerlich durch eine andere Klinostatenconstruction ersetzt werden kann. Hier ist es leicht, kürzere oder längere Umlaufszeiten durch entsprechende, sehr weitgehende Regulirung des Werkganges zu erhalten. Die längste Rotationszeit beträgt 30 Minuten. Für die in Rede stehenden Versuche lässt sich mühelos eine einfache Uebertragung aus runden Pappschachteln und Bändern herstellen, welche zu einer kurzen, verticalen Achse führte; diese Achse hatte die anzuwendende Rotationsgeschwindigkeit und war durch den Boden einer heliotropischen Kammer geleitet. Sie trug an ihrem Ende in der Kammer eine Scheibe, auf welcher der Blumentopf mit den Keimlingen stand. Ich wählte z. B. eine Umlaufsdauer von 3 Stunden. Die Quadrantenstellungen waren auf dem Boden der heliotropischen Kammer mit Nummern I—IV bezeichnet. Zu Beginn des Versuches wurde ein verticaler Kreidestrich an dem Topf auf I eingestellt. Nach 46 Minuten war eine deutliche Reaction nach Richtung I bemerklich, während der Topf bereits im nächsten Quadranten beleuchtet war. Nach weiteren 40 Minuten waren die Keimlinge deutlich nach II gekrümmt, keiner mehr nach I. Der Kreidestrich am Topfe hatte genau Stellung III. Nach weiteren 35 Minuten war die Krümmung nach III gerichtet, die Marke des Topfes stand in IV, nach ferneren 30 Minuten war die Krümmung nach IV gewendet, während die Kreidemarke auf dem Blumentopf zwischen Position IV und I stand. Es durchliefen demnach die Keimlinge der Reihe nach die phototropische Krümmung nach allen Seiten hin, und zwar entsprechend der Reactionszeit verspätet gegen die Bewegung des Topfes. Man kann also auch bei Drehung auf dem Klinostaten einseitige Beleuchtung zur Reizwirkung kommen sehen, wenn man die Rotationszeit entsprechend verlangsamt. Der Grund, warum eine zu langsame Umdrehung den Phototropismus nicht verhindert, ist eben der, dass die Pflanze unter diesen Verhältnissen Zeit hat die jedesmalige Stellung gegen die Lichtquelle wahrzunehmen, zu percipiren; ist die

Drehung so rasch, dass die Pflanze in den verschiedenen Stellungen die Reizung nicht percipiren kann, so bleibt eben die Krümmung gänzlich aus und es tritt jener Effect damit ein, welchen man für gewöhnlich durch Anwendung des Klinostaten beabsichtigt. Bei der raschen Rotation, wobei die Bewegung durch einen Quadranten hindurch kürzer währt, als die specifische Präsentationszeit beträgt, befindet sich die Pflanze in keiner anderen Situation als ein Mensch, welcher eine im horizontalen Kreise rasch um ihn herum rotirende Lichtquelle nur als feurigen Kreis wahrzunehmen vermag, und einer etwaigen Aufforderung, auf die Lichtquelle hinzumarschiren, selbstverständlich nicht in der Lage ist nachzukommen.

Für den Geotropismus lassen sich die entsprechenden Versuche ebenso einfach ausführen und man kommt zu denselben Resultaten. Als Beispiel diene ein Versuch an Keimwurzeln der weissen Lupine. Die Wurzeln rotirten in einem feuchten Raum, welcher aus einem innen mit nassem Fliesspapier belegten weiten Lampencylinder bestand, und auf einer Glasstabachse lief, welche mit einer grösseren runden Pappschachtel verbunden war. Letztere diente als Uebertragungsvorrichtung auf die Klinostatenachse hinüber. Die Rotationsgeschwindigkeit des Wurzelbehälters betrug 80 Minuten für eine Umdrehung, mithin hielten sich die Pflanzen in jedem Quadranten 20 Minuten auf, eine Zeit, welche hinreicht, um geotropischen Reiz wahrzunehmen. Die Wurzeln waren zu Beginn des Versuches sämmtlich parallel gestellt, die Nutationsebene senkrecht, Hilus nach oben. Nach 40 Minuten, also nach $^1/_2$ Umdrehung, waren die Wurzeln deutlich im Sinne der Anfangsstellung, d. h. aufwärts gekrümmt. Diese Krümmung nahm weitere 40 Minuten hindurch zu, blieb noch 20 Minuten unverändert stark, ging aber dann allmählich in eine zur ersten Krümmungsebene seitlich gestellte Krümmung über, welche der Stellung nach $^1/_4$ Umdrehung im Sinne des Uhrzeigers entsprach. Nach 3 Stunden hatte sich die Krümmung neuerdings geändert und zwar so, dass sie gerade entgegengesetzt war, als die erst eingegangene Reaction. Der Versuch wurde hierauf eingestellt.

Wie zu erwarten, gilt daher auch für die Eliminirung der krümmenden Wirkung der Schwerkraft das Gesetz, dass hierfür die Dauer einer Umdrehung des Klinostaten weniger als das vierfache der geotropischen Präsentationszeit für den betreffenden Pflanzentheil unter den gegebenen Bedingungen betragen muss. Die übliche Rotationsgeschwindigkeit von einer Tour = 30 Minuten reicht also

aus, um den Geotropismus zu eliminiren, weil die Präsentationszeit in der Regel 20 Minuten beträgt. Die Pflanze hat dabei nicht die Zeit, jede Lage getrennt wahrzunehmen und es unterbleibt jede geotropische Reaction.

Capitel II.

Reizkraftgrösse und Sensibilität.

Eine Variation der Kraftgrösse bei geotropischer Reizung können wir, wie bekannt, nur durch Anwendung verschieden grosser Centrifugalkräfte erreichen. Da das wirksame physikalische Moment bei der geotropischen Reizung in jedem Falle nur in dem Einfluss einer bestimmten Massenbeschleunigung auf die sensiblen Elemente liegen kann, so ist zu vermuthen, dass Centrifugalkraft und Erdschwere wirklich physikalisch identische Reizkräfte sind, ebenso mit jenen Kräften alle jene, welche auf geotropisch sensible Organe dieselbe mechanische Wirkung entfalten können.

Es ist ferner bekannt, dass sich geotropisch reizbare Organe bei der Einwirkung grösserer Centrifugalkräfte schneller krümmen, als bei Anwendung kleinerer Kräfte. Ich habe mich bereits in einer früheren Arbeit[1]) mit diesem Abhängigkeitsverhältniss näher beschäftigt, und war bemüht, die Relation zwischen Reizungsgrösse und Effect durch Messung der Reactionszeit sicherzustellen. Mir fiel schon damals auf, dass die Reactionszeitdifferenzen (mit Ausnahme jener Werthe, welche zu sehr kleinen Fliehkräften gehören) sehr gering sind gegenüber den zugehörigen Fliehkraftdifferenzen. Da ich in nicht ganz correcter Weise in diesen Beziehungen nur die Abhängigkeit der Reizreaction von der Reizgrösse erblickte, war ich von diesen Ergebnissen begreiflicher Weise nicht sehr befriedigt.

Obwohl der Werth der Reactionszeit von dem Intact- oder Nichtintactsein des motorischen Apparates naturgemäss mitbestimmt wird, ist derselbe ebensowohl von der Intensität der Veränderung im Perceptionsapparate, oder, genauer gesagt, von der Erregungsfähigkeit (Impressibilität) und der Erregungsgrösse, Excitation, des sensiblen Organs abhängig. Ja es kann geradezu in Fällen, welche keine motorische Störungen durch besondere Versuchsbedingungen setzen, die Reactionszeit als Maass für die Erregungsintensität des Organs dienen. So lernten wir bei Betrachtung der

1) Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVII, p. 301—308.

Abhängigkeit der Erregung von der Reizungsdauer die Reactionszeit in der angedeuteten Art verwenden, und wir können dieselbe Anwendung von ihr auch bei der Untersuchung der Abhängigkeit der Perception von der Kraftgrösse machen. Hier ist die Reactionszeitbestimmung unstreitig das bequemste Mittel, welches uns zu Gebote steht. In meinen früher ausgeführten Versuchen habe ich demnach geradezu die Vorgänge der Reizaufnahme in ihrer Abhängigkeit von der Reizungsgrösse untersucht. Die Kurve des Abhängigkeitsverhältnisses, aus den erhaltenen Versuchszahlen construirt[1]), zeigt nun Anfangs ein sehr rasches Abfallen der Reactionszeit, während einer relativ geringen Zunahme der Reizgrösse. Die Reactionszeit sinkt vom Ansteigen der Fliehkraft von der Reizschwelle 0,001 g an bis 1 g von 6 Stunden auf $1^3/_4$ Stunden. Im weiteren Verlaufe ist das Verhältniss geradezu entgegengesetzt. Die Fliehkraft kann bis auf 40 g erhöht werden, während die Reactionszeit nur bis 45 Minuten abnimmt. Dieses Ergebniss hat den Grund darin, dass offenbar die Wurzel unter den gegebenen Verhältnissen nicht schneller als binnen 45 Minuten reagiren konnte. Und in dieser Hinsicht ist die verwendete Methode mangelhaft. Die Bestimmung der Präsentationszeit für verschieden grosse Centrifugalwirkung würde sicher in mancher Beziehung Vortheile bieten. Leider musste ich vorläufig auf diese Untersuchung verzichten, da mir ein entsprechender grosser Centrifugalapparat derzeit nicht zur Verfügung steht.

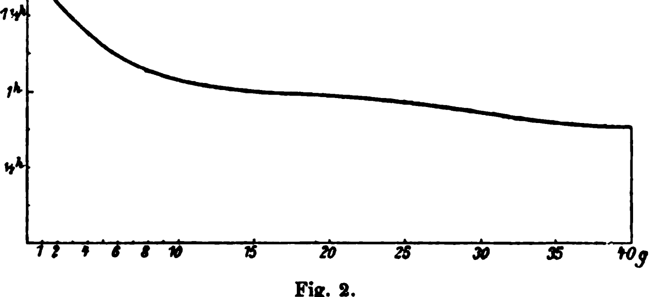


Fig. 2.
Kurve der Abhängigkeit der Reactionszeit (Ordinaten) von der Grösse der Centrifugalkraft (Abscissen) für Keimwurzeln von *Lupinus albus*. Temperatur + 17° C. Substrat feuchtes Sägemehl.

Wenn ich hier auch eine unausgefüllte Lücke in den anzustellenden Versuchen lassen muss, so kann man aus den bereits vorhandenen Erfahrungen ganz sicher erkennen, dass die Kurve

1) l. c., p. 305—306.

des Abhängigkeitsverhältnisses zwischen Perceptionsvorgang und Kraftgrösse eine grosse Verwandtschaft zeigt mit den übrigen Abhängigkeitskurven, die wir bereits kennen gelernt haben. Das rasche Ansteigen (in der Kurve Abfallen der Reactionszeit) und das breite Maximum der Erregung mit zunehmender Reizgrösse ist ungemein charakteristisch.

Unter günstigen Versuchsbedingungen und bei normalen Pflanzen kommt bei der Abhängigkeit der Reizaufnahme von der Reizgrösse die Impressibilität des sensiblen Apparates nicht in Betracht, weil sie stets den gleichen Factor bildet. Es müsste nur eine allzustarke Fliehkraft mechanisch schädigend auf die sensiblen Elemente einwirken, ein Fall, der bisher nicht bekannt geworden ist. Vielmehr handelt es sich hauptsächlich um den durch die physikalische Reizursache ausgelösten Excitationszustand des sensiblen Apparates. Wir erfahren aus den besprochenen Fliehkraftversuchen, dass die Excitation des reizaufnehmenden Organes mit zunehmender Reizstärke rasch zunimmt, relativ viel rascher als die Kraftgrösse, und bald ihr Maximum erreicht, über welches hinaus keine Excitationssteigerung mehr möglich ist. Wir können jene Kraft, welche eben noch den sensiblen Apparat zur Wahrnehmungsthätigkeit bringt, als Reizschwelle bezeichnen; jene Kraft hingegen, welche gerade maximale Excitation bedingt, sei Reizgipfel genannt. Die Reizschwelle wurde für Geotropismus ungefähr bei 0,001 g gefunden, der Reizgipfel dürfte bei 30—40 g liegen.

Capitel III.

Die Abhängigkeit der Erregung des sensiblen Organes von der Angriffsrichtung der Schwerkraft.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass sich Keimwurzeln, Sprosse etc. viel rascher geotropisch krümmen, wenn man dieselben um einen grösseren Winkel, z. B. 80—90°, aus ihrer Gleichgewichtslage ablenkt, als wenn der Ablenkungswinkel nur klein ist. Zuletzt habe ich selbst mich ausführlicher mit diesem Gegenstande beschäftigt[1]), man findet an dem citirten Orte die frühere Literatur zusammengestellt. Da wir in jedem möglichen Neigungswinkel den motorischen Apparat als gleichmässig unbeeinflusst ansehen müssen,

1) Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVII, p. 283 ff. (1895).

so können die gefundenen Differenzen bezüglich Reactionszeit und Reactionsgrösse nur auf ungleich intensiver Erregung des sensiblen Apparates beruhen. Die Unterschiede sind natürlich weiterhin nur auf den Excitationszustand des Aufnahmsorganes zu beziehen, indem sich die Impressibilität mit dem Neigungswinkel allein nicht ändern kann.

Die Erregung des percipirenden Organes wächst mit der Grösse des ertheilten Ablenkungswinkels, wenn wir den erwähnten Schluss aus verminderter Reactionszeit und vergrössertem Krümmungseffect ziehen dürfen. Sachs[1]), später Darwin und Bateson[2]), hatten den Maximaleffect bezüglich orthotroper Organe für die Horizontallage angegeben. Ich konnte demgegenüber sicherstellen, dass der Krümmungseffect noch über die Horizontallage hinaus bis rund 135° zunimmt, worauf erst ein Sinken der krümmenden Wirkung eintritt. Die Messung der Reactionszeit führt zu analogen Resultaten. Man kann auch die Impressionszeit bei diesen Untersuchungen als Maass der Excitation anwenden, indem man die Objecte in verschiedenen Neigungswinkeln geotropisch reizt und sodann feststellt, wie lange nach vorgenommener Fixation mit übergeschobenen Glasröhrchen die Erregung in den Versuchsobjecten nachhält. Am längsten ist mit der Ablenkung 135° eine Nachwirkung zu erzielen. Die letzte Methode hat den Vortheil, dass man von einer etwaigen motorischen Affection bestimmt unbeeinflusst arbeitet. Die Impressionszeit hängt nur von der Erregung des sensiblen Organes ab, während Reactionszeit und Krümmungseffect allenfalls auch durch Motilitätsstörung alterirt werden können.

Wenn wir das Abhängigkeitsverhältniss der geotropischen Erregung von der Angriffsrichtung der Gravitation in Bezug auf die Längsachse eines orthotropen Organes graphisch ausdrücken wollen, so bedienen wir uns am zweckmässigsten des Krümmungseffectes als Maass. Diesbezügliche Kurven habe ich in meiner ersten Arbeit bereits publicirt. Auch dieses Abhängigkeitsverhältniss stellt sich so dar, dass vorerst ein langsames, dann ein sehr rasches Anschwellen der Erregung mit dem Wachsen des Ablenkungswinkels statt hat.

Plagiotrope Organe, sowohl radiär als dorsiventral gebaute, zeigen ebenfalls Zunahme der Erregung mit wachsender Ablenkung aus der Ruhelage. Der Maximaleffect scheint bei Seitenwurzeln ziemlich allgemein bei einer Ablenkung um rund 90° nach oben hin einzutreten; auch bei den horizontalen Rhizomen von *Butomus*

1) J. Sachs, Arbeiten a. d. botan. Institut in Würzburg, Bd. II, p. 239 (1879).
2) Darwin and Bateson, Annals of Botany, Tom. II, p. 65 (1888).

und den unterirdischen Wandersprossen von *Adoxa* ist ein ähnliches Verhältniss obwaltend. Für verschiedene plagiotrope Sprosszweige (Seitenäste von *Abies pectinata*, Seitenäste von *Chenopodium album*, *Erigeron canadense*) ist die optimale Wirkung 90° unterhalb der spitzwinkligen Abzweigung von der Hauptachse zu constatiren. *Marchantia*-Thallussprosse, Zweige von *Atropa* geben analoge Befunde.

Wenn gesagt wurde, dass eine Ablenkung geotropisch reizbarer Organe aus ihrer Normalstellung eine Erregung des reizaufnehmenden Apparates zur Folge hat, so ist dies durchaus nicht dahin zu verstehen, dass etwa in der Normalstellung eine erregungslose „reizlose“ Lage gegeben sei. Dass auch in dieser, der geotropischen Gleichgewichtslage des Organes, ein bestimmter geotropischer Reizzustand vorhanden ist, lehrt schon die Thatsache, dass für viele Organe unter verschiedenen Bedingungen die Gleichgewichtslage verschieden ist (z. B. Reizstimmungsänderung der Nebenwurzeln durch Licht, Wärme), und dass auf dem Klinostaten geotropisch gekrümmte Organe ihre Krümmung auszugleichen streben[1]. Die unter den jeweiligen Verhältnissen angestrebte Gleichgewichtslage eines geotropisch reizbaren Organes entspricht vielmehr einem angestrebten bestimmten Erregungszustand im sensiblen Apparate, welchen wir als den specifischen Spannungszustand, Geotonus des Organes bezeichnen können. Sowie die Lage des Organs alterirt wird, werden im sensiblen Apparate Thätigkeiten ausgelöst, welche den Geotonus des Organes wiederherzustellen bestimmt sind. In diesen Thätigkeiten ist ein besonderer Erregungszustand des perceptorisch fungirenden Apparates gegeben, welchen wir eben als geotropische Excitation bezeichnet haben.

Capitel IV.

Einfluss von thermischen Factoren auf die geotropische Sensibilität.

Nicht nur die Geschwindigkeit des Krümmungsvorganges ist an geotropisch reizbaren Pflanzen bei verschiedenen Temperaturen verschieden gross, sondern es ist auch in gleichen Zeiten die Intensität der Wahrnehmung eine andere, je nachdem die Temperatur eine niedere oder eine höhere ist. Ich habe bereits in meiner früheren

1) Vergl. hierzu auch W. Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Naturf. u. Aerzte, 1893, p. 84, Anm.

Arbeit gezeigt[1]), dass Temperaturen nahe am Eispunkt bei verschiedenen Pflanzen die Reactionsfähigkeit gänzlich hemmen, aber auch die Reizaufnahme erheblich beeinflussen, so dass erst nach vielstündiger geotropischer Reizung eine Perception nachweisbar wird. Aus diesen Resultaten geht zugleich, wie am angeführten Orte auseinandergesetzt wurde, hervor, dass Perceptionsapparat und Reactionsapparat durch die niedere Temperatur entschieden stark afficirt werden.

Bei diesen Versuchen wurde als Reagens auf die Wahrnehmungsintensität die Präsentationszeit angenommen. Der Zusammenhang zwischen Dauer der Präsentationszeit und Temperatur wurde für mehrere Versuchsobjecte für bestimmte Temperaturgrade ermittelt, und ist in der nachfolgenden Tabelle zusammengestellt. Beigefügt ist eine Rubrik, welche jene Zeit angiebt, welche vom ersten Beginn der Krümmung bis zur Vollendung derselben verstreicht, um einen Vergleich mit der Affection des motorischen Apparates zu gestatten.

Fig. 3.
Abhängigkeitskurve zwischen Präsentationszeit (Ordinaten) und Temperatur (Abscissen) für die Keimwurzel von *Lupinus albus*.

Lupinus albus, Keimwurzel.

	Präsentationszeit	Krümmungsdauer
0° . . .	18 Stunden	nicht reactionsfähig
5° . . .	45 Minuten	24 h
10° . . .	30 "	6 h
15° . . .	20 "	3 h

1) l. c., p. 271 ff.

	Präsentationszeit	Krümmungsdauer
20° . . .	20 Minuten	2 h
25° . . .	20 „	2 h
30° . . .	20 „	2 h
39° . . .	25 „	6 h

Vollkommen gleich verhalten sich die Keimwurzeln von *Zea Mays* (Pferdezahnmais) und das Hypokotyl von *Helianthus annuus.*

Man sieht aus diesen Beobachtungen folgendes: 1. die Präsentationszeit, mithin die Intensität der Perception, ist, abgesehen von den extrem niedrigen Temperaturen, in hohem Grade von der Temperatur unabhängig, viel mehr als der motorische Apparat. 2. Extrem niedere Temperatur setzt die Sensibilität ungemein herab. 3. Temperaturgrade in der Nähe der Schädlichkeitsgrenze setzen wohl bereits die Sensibilität etwas herab, es ist jedoch diese Beeinflussung relativ sehr gering.

Die Kurve der Wahrnehmungsintensität (als Ordinaten die Präsentationszeit, als Abscissen die Temperatur gedacht) hat daher anfangs ein sehr langsames, dann plötzlich ein sehr rasches Gefälle, welches sie bis zum Scheitel bringt, welcher letztere vollkommen flach bis in die Nähe der tödtlich hohen Temperatur verläuft. Die Kurve der Krümmungsdauer hat einen wesentlich anderen Charakter. Sie steigt langsamer an, erreicht später ihr Maximum, welches keine so breite Kuppe besitzt, und fällt sehr merklich vor den extrem hohen Temperaturgraden ab. Auch die Grösse der Reactionszeit lässt sich zum Studium der Abhängigkeit der Perception von der Temperatur heranziehen. Hier begegnet uns jedoch schon störend die motorische Unfähigkeit bei extremen Temperaturen. Die Kurven der Reactionszeiten drücken daher das Verhältniss zwischen Perception und Temperatur nicht so rein aus. Als Beispiel: Keimwurzeln von *Lupinus albus.*

Temperatur	Reactionszeit
0°	∞
5°	360 Minuten
10°	120 „
15°	80 „
20°	80 „
25°	80 „
30°	70 „
39°	120 „

Im Allgemeinen hat aber eine Kurve, welche sich mit Hilfe der Reactionszeiten als Ordinaten, und den Temperaturen als Abscissen construiren liesse, in ihrem Verlaufe grosse Aehnlichkeit mit der oben beschriebenen Temperatur-Präsentationszeit-Kurve, und sie kann wohl als Bestätigung dienen für die Meinung, dass die Empfindlichkeit des reizaufnehmenden Apparates mit der Temperatur in gesetzmässiger Weise steigt und fällt, und eine ganz andere Abhängigkeit von derselben zeigt, als die motorische Thätigkeit des Reactionsapparates. Charakteristisch ist für die Sensibilitätskurven die relative Unabhängigkeit von Temperaturdifferenzen innerhalb der Grenzen von etwa 15—35°, die sich in dem breiten Minimum der Ordinatenhöhen ausspricht. Wenigstens lassen sich innerhalb der erwähnten Grenzen mit Hilfe der verwendeten Methoden keine Unterschiede finden.

Man kann die Abhängigkeitsverhältnisse der Sensibilität von der Temperatur auch ausdrücken, indem man sagt, dass bei niederer Temperatur das sensible Organ gegen den physikalischen Reizeindruck der Schwerkraft weniger impressionsfähig ist, und dass die Impressibilität des reizempfindlichen Organes mit steigender Temperatur wächst, um innerhalb weiterer Grenzen von mittleren Temperaturen bis ganz in die Nähe der oberen Lebensgrenze ihr Maximum zu finden. Ein eigentliches Sinken der Impressibilität vor Erreichung schädlich hoher Temperaturen kann man gar nicht constatiren. In ähnlicher Abhängigkeit von der Temperatur steht bekanntlich die Sauerstoffathmung der Pflanzen, während die Kurve der Reactionsthätigkeit naturgemäss mehr der Wachsthumskurve für verschiedene Temperatur entspricht.

Capitel V.

Die Wirkung verschiedener chemischer Agentien auf den Process der geotropischen Reizaufnahme.

Nicht alle chemischen Agentien, deren Anwendung wünschenswerth erscheint, lassen sich zu den in Rede stehenden experimentellen Zwecken gleich gut verwenden, da einerseits die Giftigkeit vieler Stoffe so gross ist, dass bei der wirksamen Concentration eine schwere Schädigung des ganzen Organismus eintritt, während wir nur die ungleiche Beeinflussung verschiedener Functionen ohne generelle Schädigung des Lebens anstreben; andererseits begegnen

wir hier und da schwer zu vermeidenden versuchstechnischen Schwierigkeiten. Meine Versuche erstrecken sich auf die Chloroformwirkung, Salzwirkung, den Einfluss von Kohlensäureatmosphäre, organischen und anorganischen Basen und verdünnten Säuren.

a) Chloroform. Die Anwendung desselben erfolgte in einer Verdünnung von einem Theil gesättigter wässeriger Chloroformlösung auf fünf Theile Wasser. Wie bei allen in diesem Capitel zu besprechenden Versuchen, wurden auch hier nur Keimwurzeln untersucht, da es sich doch um rasche Erzielung hinreichender Resorption handelt, was an keinem anderen Organ als Wurzeln so gut erreicht werden kann. Das verdünnte Chloroformwasser wurde in kugelförmige, kleine Glasballönchen von 2 cm Durchmesser gefüllt, welche einen 2—3 cm langen Hals besassen. Die Herstellung dieser Kölbchen erfolgte durch Ausblasen eines 4—5 mm weiten, an einem Ende zugeschmolzenen Glasrohres. Eine Anzahl dieser Kölbchen wurde durch die Bohrungen einer Korkscheibe im Kreise angesteckt, um später rasch sammt dem Kork auf den Klinostaten gebracht werden zu können. Auf dem Korke wurden nun die Keimpflanzen so befestigt, dass die Keimwurzeln in das Chloroformwasser eintauchend mit ihrem Spitzentheil sich in der Kugel der Kölbchen befanden.

Die Objecte wurden erst 30 Minuten hindurch in Verticalstellung belassen, bis man annehmen konnte, dass Chloroformwirkung vorhanden sei. Sodann wurde die Achse, welcher der Kork aufgesteckt war, horizontal umgelegt und die geotropische Reizung begann. Nach Verlauf der festgesetzten Zeit wurde an Stelle des Chloroformwassers reines Wasser in die Kölbchen eingefüllt und die Vorrichtung im feuchten Raume auf dem Klinostaten in Rotation erhalten, um den Eintritt einer etwaigen geotropischen Reaction sicherzustellen.

Die Versuchsresultate waren folgende: Chloroformnarkose verlängert die geotropische Präsentationszeit um mehrere Stunden, und vergrössert auch die Reactionszeit, indem die Krümmung erst beträchtlich verzögert einsetzt. Die eben noch für das Weiterleben unschädliche Grenzconcentration der wässerigen Chloroformlösung hemmt die Reactionsthätigkeit vollkommen, wogegen sie die Perceptionsfähigkeit nur herabsetzt. Diese Angaben beziehen sich auf die Keimwurzeln von *Vicia faba* und *Lupinus albus* bei einer Temperatur von 20° C.

b) Salzwirkung. Die diesbezügliche Versuchstechnik war ganz dieselbe wie bei den Experimenten mit Chloroform. Bezüglich der noch anwendbaren Grenzconcentration muss man, da sich die verschiedenen Versuchspflanzen specifisch sehr verschieden erhalten, Reihen von Vorversuchen anstellen. Werthvolle Angaben hierzu hat True[1]) geliefert. So kann man bei *Lupinus albus* nur 0,25 % Kalisalpeter anwenden, während die Puffbohne die vierfache Concentration aushält. Die Ergebnisse lassen sich dahin zusammenfassen, dass auch die Salzwirkung, gleich der Chloroformnarkose, die geotropische Reizempfindlichkeit bedeutend herabsetzt, ungleich mehr aber die motorische Zone des Reflexvorganges hemmt. Das sensible Organ verliert an Impressibilität gegenüber dem physikalischen Reiz.

c) Kohlensäurewirkung. Die Kohlensäure ist von allen chemischen Agentien, die ich vornahm, das bequemste Mittel, um die Sensibilität und Motilität zu beeinflussen. Obwohl ein dem Protoplasma direct giftiger Körper[2]), wird sie auch im reinen Zustande vom pflanzlichen Organismus, wenigstens in den in Betracht kommenden Fällen, manchmal bis zu 12 Stunden Einwirkungszeit ohne bleibende Schädigung vertragen. Das Wachsthum von Keimwurzeln in fast oder ganz reiner Kohlensäure ist höchstens minimal[3]), eine geotropische Krümmung findet, wie bekannt, nicht statt[4]). Hingegen ist es möglich, durch Anwendung des Klinostaten nach Herausnahme der Keimpflanzen aus dem Recipienten zu beweisen, dass in der Kohlensäureatmosphäre die Sensibilität für geotropische Reizung nicht erloschen ist, wenn sie auch beträchtlich vermindert ist. Auch hier wird erst mehrstündige Reizung wahrgenommen. Wendet man nicht eine reine Kohlensäureatmosphäre an, sondern ein Gemisch von atmosphärischer Luft und Kohlensäure in verschiedenen Mengen-

---

1) R. H. True, On the Influence of Sudden Changes of Turgor and of Temperature on Growth. Annals of Botany, Vol. IX, No. 35, September 1895, p. 371 ff.

2) Vergl. G. Lopriore, Ueber die Einwirkung der Kohlensäure auf das Protoplasma der lebenden Pflanzenzelle. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, Heft 4, p. 531 (1895).

3) Literaturangaben finden sich zusammengestellt bei Lopriore, l. c.

4) Gr. Kraus, Ueber die Wasservertheilung in der Pflanze IV. Sonder-Abdr. aus den Abhandl. der Naturf.-Ges. zu Halle, Bd. XVI (1884). — C. Correns, Ueber die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes. Flora 1892, p. 135.

verhältnissen, so kann man constatiren, dass schon ein relativ geringer Gehalt an Luft die hemmende Wirkung des Mediums ganz beträchtlich herabsetzt, und bei einem Gehalt von 50 % CO_2 ist die Wirkung auf die geotropische Sensibilität bereits geschwunden. Stärker afficirt erscheint die Krümmungsfähigkeit, welche sich bei abnehmendem CO_2-Gehalt merklich langsamer wiederherstellt.

Keine anderen Verhältnisse waren auch bei der Wirkung von Chloroform oder Neutralsalzen auf die geotropische Sensibilität zu constatiren. Hier hemmt die Grenzconcentration die Reizaufnahme in ganz bemerkenswerther Weise, während knapp darunter liegende Concentrationswerthe rasch an Wirkung verlieren und sehr bald mit sinkender Concentration wirkungslos sind.

d) Coffeïn wurde als relativ unschädlicher Repräsentant der organischen Basen gewählt. Von anorganischen Basen wurde Ammoniumcarbonat verwendet. Diese Stoffe sind erst in geringen Concentrationen unschädlich. Ich verwendete Coffeïn in 0,1 % Lösung, ebenso das kohlensaure Ammonium. Diese Stoffe wirken principiell genau so wie die vorher angeführten chemischen Factoren. Die genannte Grenzconcentration erzeugt in den Wurzelspitzenzellen Aggregationserscheinungen, setzt die Sensibilität bedeutend herab, hemmt die Motilität vollständig, und schon bei einer geringen Erniedrigung der Concentration ist die perceptionshemmende und auch die actionshemmende Wirkung bedeutend geschwächt.

e) Säuren wirken analog, sind jedoch die giftigsten von allen angewendeten Substanzen. Salzsäure sistirt die Motilität in einer Concentration von 0,05 ccm conc. käuflicher HCl auf 300 ccm Wasser und hemmt die Perception sehr beträchtlich. Stärkere Säure tödtet, schwächere Säure gestattet Reaction und Perception. Die Kurven, welche man sich aus der Einwirkungsweise der erwähnten chemischen Factoren auf die geotropische Sensibilität construiren kann, haben mit der Kurve, welche das Abhängigkeitsverhältniss mit der Temperatur, oder mit der Reizungsdauer, ausdrückt, den Umstand gemeinsam, dass sie mit abnehmender Concentration von einer Periode starker Depression der Erregungsfähigkeit sehr rasch auf ein maximales Niveau emporschnellen, auf welchem sie sich erhalten bis zur Concentration Null. Nur ist die Depressionsperiode der Kurve bei fast allen chemischen Einwirkungen (mit Ausnahme der Kohlensäure) sehr kurz, weil die Giftwirkung der Substanzen den ersten Theil derselben vernichtet.

Capitel VI.

Beeinflussung der Sensibilität durch Wundreiz.

Durch die schönen Untersuchungen W. Rothert's[1]) wissen wir, dass bei den phototropisch reizbaren Keimscheiden von *Avena*, *Phalaris canariensis* u. a. Gramineen ein Abschneiden der sensiblen Spitze eine shockartige Wirkung auf die in geringem Maasse ebenfalls vorhandene phototropische Sensibilität des Mitteltheiles der Keimscheide entfaltet. Trotzdem der decapitirte Keimling eine phototropisch sensible Partie noch immer besitzt, krümmt er sich nicht nach einseitig einfallendem Lichte, wogegen er eine vor der Operation inducirte Krümmung normal ausführen kann. Dieser Zustand dauert 1—2 Tage lang an, dann treten wieder normale Verhältnisse ein. Auch für den Geotropismus dieser Organe hat Rothert analoge Verhältnisse aufgedeckt[2]).

Für Geotropismus von Wurzeln liegen bisher einschlägige Beobachtungen nicht vor. Man kann sich auch hier durch einfache Versuche von der Thatsache überzeugen, dass trotz Erhaltenbleibens sensibler Gewebe an Keimwurzeln eine bestimmte Zeit hindurch nach einer Verwundung der Spitze keine geotropische Reizung einen Effect hat, weil die sensible Zone einen Shock erlitten hat und unempfindlich geworden ist.

Wenn man an Keimwurzeln von *Vicia faba* die vordersten 2 mm der Wurzelspitze durch einen genau medianen Längsschnitt halbirt, und die eine Hälfte abträgt, so krümmen sich solche Wurzeln innerhalb der nächsten 24 Stunden in den meisten Fällen nicht geotropisch, falls man sie horizontal gelegt hat, sondern bleiben gerade, wie ganz decapitirte Wurzeln. Man könnte meinen, die isolirte Hälfte der Spitze sei wirklich nicht mehr im Stande den geotropischen Reiz aufzunehmen, und es sei hierzu das vollständige Organ nöthig. Dem ist nun nicht so. Lässt man die Wurzeln nach der Operation 24 Stunden lang in verticaler Stellung und stellt sie dann erst horizontal (am besten wird in allen derartigen Versuchen die Schnittebene vertical orientirt, so dass die rechte oder linke Spitzenhälfte fehlt), so beginnen die meisten Wurzeln

---

1) Wl. Rothert, Ueber Heliotropismus. Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, VII. Bd., 1. Heft (1894), p. 191.

2) l. c., p. 193.

sich längstens nach 24 Stunden (48 Stunden nach der Operation) geotropisch zu krümmen. Diese also etwa einen Tag lang währende Unfähigkeit zur geotropischen Krümmung beruht nun nicht etwa auf einer motorischen Läsion. Das zeigen ohne Weiteres Versuche, in denen man die Wurzeln erst geotropisch reizt und dann operirt; sie krümmen sich vollkommen normal geotropisch. Es muss vielmehr der Aufnahmsapparat, die Sensibilität des Organes durch den Shock der Verwundung beeinträchtigt worden sein, so dass das Organ eine Zeit hindurch für geotropische Reizung unempfänglich geworden ist. Die Impressibilität des sensiblen Apparates wird demnach durch Wundreiz herabgesetzt.

Die traumatische Läsion des sensiblen Apparates variirt übrigens bei verschiedenen geotropisch reizbaren Objecten. Sie scheint intensiver zu sein bei jenen Pflanzenorganen, welche mehr weniger räumlich getrennte sensible und motorische Zonen besitzen (Keimwurzeln, Gramineenkeimscheiden, viele Hypokotyle von Keimpflanzen). Beim Hypokotyl von *Helianthus annuus*, Sprossen von *Hippuris*, *Pisum sativum* z. B. ist der Wundshock viel geringer.

Capitel VII.

Ueber den allgemeinen Charakter der Vorgänge bei der Perception geotropischer Reizung.

a) Excitation und Impressibilität.

Bei der Perception geotropischer Reizung tritt nach den bisher dargelegten Untersuchungen, ebenso wie bei allen Vorgängen an lebender Substanz einerseits hervor die Fähigkeit unter bestimmten Bedingungen erregbar zu sein, andererseits die der einwirkenden Reizkraft entsprechende Intensität des ausgelösten Reizeffectes. Der sensible Apparat muss impressibel sein, d. h. durch seine Eigenschaft im Stande sein, die Reizung wahrzunehmen; andererseits muss auch die Reizung genügend intensiv sein, um wahrgenommen zu werden.

Die Impressibilität des sensiblen Protoplasma ändert sich, wie wir sehen, mit der Aussentemperatur, kann durch die verschiedensten chemischen Einflüsse, sowie durch einen Wundreiz vermindert werden.

Die Excitation oder der Erregungsgrad wird ausser durch die Impressibilität bestimmt durch die Kraftgrösse (Arbeitsleistung) der

einwirkenden Reizkraft, ferner durch die Dauer der Reizung, endlich durch den Neigungswinkel gegen die Gleichgewichtslage.

Der Umstand, dass eine Präsentationszeit nöthig ist, auch bei der stärksten Reizung, beweist uns, dass die ausgelösten Vorgänge nicht von allem Anfang so intensiv sind, dass man von percipirtem Reiz sprechen kann. Die Reizwirkung muss sich erst eine bestimmte Zeit summiren, um jene Höhe zu erreichen, dass sie eine Wahrnehmung bedeutet. Die Anstösse der Reizkraft müssen deswegen eine Zeit hindurch fortgesetzt werden. Dies ist auch ein allgemeines Gesetz bei thierischen Wahrnehmungen. Ein einzelner Inductionsschlag wird bei elektrischer Reizung eines thierischen Nerven nicht wahrgenommen. Erst eine ganze Reihe von Schlägen bedingt eine Reizung, welche eine Muskelzuckung veranlasst. Analog wirken auch bezüglich normaler Nervenendapparate die Tastreize, und aller Wahrscheinlichkeit nach die übrigen Sinnesreize.

Das sensible Protoplasma braucht also eine gewisse Zeit, ehe es in jenen Erregungszustand versetzt wird, welcher als Wahrnehmung bezeichnet werden kann. Dass dieser Umstand nicht allgemein durch zu schwache Wirkung der Reizursache bedingt wird, lehrt die Beobachtung, dass auch die stärkste Reizkraft (40, 60fache Beschleunigung der Erdschwere) nicht sofortige Wahrnehmung veranlasst, sondern ebenfalls stets eine Präsentationszeit nothwendig ist. Selbstverständlich ist die Präsentationszeit hier kleiner als bei schwacher Reizung, weil die Summirung der intensiven Anstösse, welche zur Wahrnehmung führt, rascher erfolgt. So wie ein in kleinen Schwingungen befindliches Pendel durch regelmässige kleine Anstösse auf einem Punkte seiner Bahn seine Amplitude bis zu einem Maximum vergrössert, so vermehrt sich auch der Erregungszustand des sensiblen Apparates durch andauernde Reizung. Der fundamentale Unterschied zwischen diesem Vergleichsbild eines Pendels und dem Zusammenhang von Reizkraft und Wahrnehmung ist aber der Mangel an Proportionalität zwischen Wahrnehmungsintensität und Reizdauer beziehungsweise Reizkraftgrösse, d. h. der Charakter der Wahrnehmung als Auslösungsvorgang, welcher jeden energetisch bestimmbaren Zusammenhang zwischen auslösender Energie der Gravitation und dem ausgelösten Processe der Reizaufnahme im sensiblen Apparate ausschliesst.

Gleichwohl waren wir in der Lage, gewisse Beziehungen zwischen Dauer und Grösse der Reizung und der Excitationsintensität im sensiblen Organ sicherzustellen, und im Allgemeinen ist das Er-

gebniss zu verzeichnen, dass für kleine Centrifugalkräfte und kurzandauernde Reizung einer bestimmten Differenz in der Reizung ein höheres Ansteigen der Wahrnehmungsintensität entspricht, als für grosse Kräfte und länger dauernde Reizung. Bei intensiverer Reizung ist also der Apparat weniger fein und empfindlich als bei schwacher Reizung. In unserer Terminologie müssten wir demnach sagen, dass die Impressibilität des sensiblen Organs mit der Stärke der Reizung sich ändert, und zwar abnimmt, wenn die Reizung über ein bestimmtes Maass hinausgeht. Wir werden nicht fehl gehen, wenn wir in dieser Thatsache einen der weitverbreiteten Processe der Selbststeuerung erblicken, welcher sich darin äussert, dass mit dem Anwachsen eines ertheilten Impulses entgegenwirkende Processe immer mehr ihre Thätigkeit entfalten. Es ist ja bekannt, dass sich eine derartige Wirkung sogar im Reactionserfolg zeigen kann, wie das Umschlagen von positivem Photo- oder Chemotropismus in die negative Reaction beweist. Es scheint, als ob dann dieser Umschlag als äusserstes Mittel der Selbstregulation in's Leben treten würde.

Die geschilderte Gesetzmässigkeit welche die Abhängigkeit der Excitation des sensiblen Apparates von der Reizgrösse für den Geotropismus zeigt, legt den Gedanken nahe, ob nicht auch für diese Reflexbewegungen das Weber'sche Gesetz gilt, wie es für eine Reihe anderer Reizbewegungen von verschiedenen Forschern constatirt worden ist.

Die Kurven, welche für die verschiedenen Abhängigkeitsverhältnisse construirt werden konnten, lassen es für sehr wahrscheinlich erscheinen, dass der Geotropismus sich in dieser Hinsicht an die übrigen Tropismen anschliesst. Der exacte Nachweis jedoch ist hier viel schwieriger als bei anderen Reizbewegungen, da wir uns hier nicht der gleichzeitigen Anwendung zweier diametral entgegenwirkender, ungleich starker Reizkräfte bedienen können, wie es anderswo leicht ausführbar ist, um die Unterschiedsempfindlichkeit zu messen. Die Methoden der Messung des Reizerfolges bei verschieden langer Dauer und verschieden grosser Kraft der Reizung sind aber doch viel zu ungenau, um ein sicheres Urtheil, welches über das Maass einer Wahrscheinlichkeit hinausgeht, zuzulassen. Vielleicht wird die Messung der Unterschiedsempfindlichkeit gelingen, wenn man intermittirend und unter Anwendung verschieden grosser Reizung diametral entgegengesetzt geotropisch reizt. Hierzu müsste erst ein brauchbarer Apparat gebaut werden.

b) Intermittirende Reizung.

Die intermittirende Reizung bedarf übrigens noch einer kurzen Erwähnung von allgemeinen Gesichtspunkten aus. Mehrfach ist gezeigt worden, dass eine in bestimmten Zeiträumen wiederholte sehr kurze, ihrer Dauer nach weit unter der Präsentationszeit liegende Reizung ebenso wie eine continuirlich fortgesetzte Reizung wahrgenommen wird. Für phototropische Reizvorgänge sind einschlägige Versuche ausgeführt worden von Wiesner[1]) und Ch. Darwin[2]). Den Geotropismus betreffen experimentelle Studien von F. Darwin[3]) in Gemeinschaft mit Dor. Pertz, endlich von mir selbst[4]), wenn auch damals unter anderen Gesichtspunkten betrieben. Die gesammelten Erfahrungen zeigten, dass auch relativ zeitlich weit auseinander liegende (bis 1/2 Stunde und mehr), nur secundenlang andauernde Reizimpulse nach entsprechend langer Zeit einen Reactionserfolg auslösen. Es heben Wiesner und auch Ch. Darwin hervor, dass es auf diese Art möglich ist, durch eine im Ganzen weit kürzere Reizdauer denselben und vielleicht einen noch grösseren Erfolg in der Krümmung zu erzielen als bei continuirlicher Reizung. Weil die Reizung stets eine Summirung von Einzelanstössen bedeutet, ist dieser hervorgehobene Umstand auch wohl verständlich. Es macht den Erfolg der intermittirenden Reizung nur noch klarer, dass die zeitlich gehäuften Impulse der continuirlichen Reizung über ein bestimmtes Maximum ein Plus an ausgelöster Wirkung nicht entfalten können, weil die Schnelligkeit der ausgelösten Vorgänge ein bestimmtes Maximalmaass hat. Dieselbe Wirkung wird daher auch von einer discontinuirlichen Reizung leicht erreicht. Es geht thatsächlich ein bestimmter Theil der Reizwirkung bei continuirlicher Reizung verloren, wie bereits Wiesner aus seinen Versuchen über phototropische Vorgänge erkannt hatte.

---

1) J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche II, p. 23 (1880). Sonder-Abdr. aus dem XLIII. Bande d. Denkschr. d. Akad. d. Wiss. in Wien math.-naturwiss. Cl.

2) Darwin, Bewegungsvermögen, deutsch von Carus (1881), p. 390.

3) Fr. Darwin and Dor. Pertz, On the Artificial Production of Rhythm in Plants. Annals of Botany, Vol. VI (1892), p. 245.

4) F. Czapek, Die Richtungsursachen der Seitenwurzeln etc. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Cl., Bd. 104, Abth. I, Oct. 1895, p. 20 des Sep.-Abdr.

Die discontinuirliche Reizung lehrt in ihren Erfolgen weiter, dass jede Erregungsstufe im Verlaufe der kurzen Einzeleindrücke eine ziemlich lange andauernde Nachwirkung haben muss, welche nach Aufhören der Reizung in einer bestimmten Zeit ausklingt. Die bekannten Thatsachen beweisen, dass auch nur secundenlange Beleuchtung eine Wirkung erzeugt, welche mindestens 30 Minuten lang nachhallt. So lange während dieses Nachklingens eine neue kurze Erregung einsetzt, ist die Reizung unausgesetzt wirksam, und es wird schliesslich jene Erregungshöhe erreicht, welche als Wahrnehmung der Reizung seitens des sensiblen Organes betrachtet werden kann und einen reactiven Krümmungserfolg in der motorischen Zone nach sich zieht. Es ist selbstverständlich, dass die Reactionszeit bei der discontinuirlichen Reizung ausser von der Reizstärke auch bestimmt wird von der Dauer der Partialreizungen, und zwar wird sie um so länger sein, je kürzer die Partialreizungen währen. Dass ferner die Dauer der Partialreizungen einen bestimmten minimalen Grenzwerth haben muss, wenn überhaupt ein Reizerfolg in's Leben treten soll, ist gleichfalls klar. Die erwähnten Versuche haben gezeigt, dass diese Minimalwerthe sehr klein sind und in manchen Fällen gewiss weniger als eine Secunde betragen können. Diese Thatsache lehrt, dass auch bei pflanzlichem Protoplasma Reizerfolge durch sehr kurz dauernde Impulse erzielt werden, und dass die im Vergleich zu den thierischen Reflexen lange Dauer der Präsentationszeit ihren Grund haben muss in der eigenartigen Verkettung der Einzelprocesse des ganzen Reizvorganges.

c) Die Nachweisbarkeit von Veränderungen in gereizten geotropisch sensiblen Organen.

Die bisher constatirten Abhängigkeitsverhältnisse, in welchen die Perceptionsvorgänge zu verschiedenen äusseren Factoren stehen, sagen uns begreiflicherweise nichts über die Natur der ausgelösten Processe im sensiblen Apparate. Wir konnten nur erfahren, dass diese Vorgänge eine Schnelligkeit über ein gewisses Maass hinaus nicht erreichen können; das reizbare Organ kann nicht rascher wahrnehmen, als ein bestimmtes Zeitminimum angiebt, und ebenso, wie bekannt, nicht rascher reagiren, ehe ein bestimmtes zeitliches Minimum verfliesst.

Gleichwohl sind diese Resultate von Wichtigkeit, weil sie uns sagen, dass es sich um selbstständige Vorgänge handelt, welche sich

im sensiblen Apparate abspielen, wenn die Reizursache auf denselben einwirkt. Diese ausgelösten Processe, welche das erste Glied in der Kette des Reizvorganges bedeuten, muss nun weitere Forschung näher kennen lehren.

Wenn man geotropisch gereizte Organe nach Ablauf der Präsentationszeit, doch noch vor Krümmungsbeginn, mikroskopisch auf sichtbare Veränderungen innerhalb der sensiblen Zellen prüft, so gelangt man nur zu negativen Ergebnissen. Als Ausgangsmaterial werden sich naturgemäss rein sensible Organe (Wurzelspitzen) empfehlen, weil hier sämmtliche, etwa zu constatirende Veränderungen mit dem Vorgang der Reizperception zusammenhängen können. Weder im Protoplasma der Zellen, noch in den von demselben umschlossenen Organen lassen sich Differenzen bei ungereizten und geotropisch gereizten Wurzelspitzen feststellen. Mit Massenbewegungen, Ausscheidungsvorgängen im sensiblen Protoplasma hat man es daher nicht zu thun, wenn ein geotropischer Reiz percipirt wird. Der osmotische Druck in gereizten Spitzenzellen ist der gleiche, wie in ungereizten. Die Reaction des Saftes aus zerdrückten Wurzelspitzen auf Lackmuspapier ist gleich schwach sauer, ob man nun geotropisch gereizte oder ungereizte Spitzen prüft. Dennoch gelingt es aber bestimmte Vorgänge sicherzustellen, unter welchen die geotropische Perception durch Wurzelspitzen einhergeht, und damit objectiv diese Processe der Reizaufnahme sichtbar zu machen.

d) Chemische Veränderungen in geotropisch gereizten Wurzelspitzen von *Vicia faba*.

Alle bisher constatirten Differenzen im chemischen Verhalten gereizter und ungereizter Wurzelspitzen sind quantitativer Natur und bestehen in Intensitätsunterschieden bestimmter, an beiderlei Objecten genau gleich angestellter Reactionen. Die Thatsachen, welche sich ergeben haben, sind folgende:

1. Geotropisch gereizte Wurzelspitzen färben sich mit Gujaktinctur schwächer blau als ungereizte. Zur Anstellung dieser (wie der folgenden) Versuche wurden *Faba*-Keimlinge eine Stunde lang theils vertical, theils horizontal im feuchten Raume bei 25° C. gehalten, hierauf Längsschnitte durch die Spitzenregion angefertigt, so dick, dass aus einer Wurzelspitze vier Schnitte erhalten wurden.

Diese Längsschnitte wurden rasch in Uhrschälchen mit bereitgehaltener Gujaktinctur (oder Emulsion) gebracht. Die benutzte Tinctur war 10 %, mit absolutem Alkohol bereitet; am besten verwendet man mehrere Monate altes Reagens, besonders wenn man mit Emulsion arbeiten will, indem solches empfindlicher ist. Nach 5 Minuten war stets ein deutlicher Unterschied zwischen den Schnitten aus gereizten und ungereizten Spitzen bemerklich, die letzteren waren stärker blau.

2. Mit einer Lösung von Indigweiss geben ungereizte Wurzelspitzen eine stärker blaue Reaction als gereizte. Zur Anstellung dieser Reaction reducirte ich eine wässerige Lösung von Indigcarmin sehr vorsichtig unter Zinkzusatz und allmählichem Zuträufeln von Salzsäure[1]), anfänglich wurde leicht erwärmt. Das Reagens ist brauchbar, wenn die farblose Lösung nach ganz kurzem Schütteln an der Luft eine bleibende tiefblaue Farbe erhält und einen Niederschlag von Indigokryställchen absetzt. Mit einem Glasstab kann man bei Anwendung gehöriger Vorsicht einen Tropfen des Reagens farblos auf den Objectträger bringen, und es werden nun die Schnitte eingelegt. Nach kurzer Zeit färben sich dieselben intensiv blau, viel stärker als die umgebende Flüssigkeit, welche an der Luft ausgebreitet ebenfalls lichtblau wird. Stets ist die Reaction endlich bei den ungereizten Schnitten stärker, als bei den gereizten.

3. Eine alkalische Lösung von α-Naphthol und Paraphenylendiamin färbt gereizte Wurzelspitzen nicht so intensiv roth-violett als ungereizte. Mit Schnitten ist diese Reaction wohl ebensogut anzustellen, wie die zwei ersten Proben. Noch deutlicher ist aber die Differenz, wenn man die Wurzelspitzen (ein oder zwei) in $^1/_2$ ccm physiologischer Kochsalzlösung (0,6 %) zerquetscht und mit dem frischen Zellbrei die Reaction durch Zusatz gleicher Volumina des Reagens vornimmt. Dabei hat man den Vortheil, dass man den gebildeten Farbstoff (Indophenol, resp. Indonaphthol) mit einer bestimmten Menge Chloro-

---

1) Diese Reductionsmethode lieferte mir ein empfindlicheres Präparat als die Methode der Reduction mittelst hydroschwefligsaurem Salz (primäres Natriumsulfit mit Zinkzusatz).

form ausschütteln kann, wodurch die Probe besonders instructiv wird.

4. Kocht man gereizte und ungereizte Wurzelspitzen in ammoniakalischer Silberlösung, so kann man, besonders nach Zerdrücken der Spitzen zwischen zwei Objectträgern, eine deutlich verstärkte Reduction an den gereizten Spitzen, gegenüber den ungereizten, erkennen. Die darüberstehende Flüssigkeit färbt sich in beiden Proben gleich intensiv gelb.

5. Setzt man zu einem mittelst physiologischer NaCl-Lösung bereiteten dünnen Zellbrei aus zerquetschten gereizten und ungereizten Wurzelspitzen einige Tropfen Natronlauge zu und lässt diese Proben einige Stunden lang stehen, so beobachtet man stets an denjenigen, welche aus gereizten Spitzen stammen, eine stärkere röthlich-braune Färbung, als an den Uebrigen.

Bezüglich der Deutung der angeführten Befunde ist es schon durch den ersten Einblick klar, dass die Reactionen zwei verschiedene Substanzen betreffen; die ersten drei Proben und die beiden letzten gehören zusammen.

Derjenige Körper, welcher die Gujakprobe giebt, Indigweiss leicht oxydirt und die Farbenreaction mit α-Napthol-Paraphenylendiamin (Indophenolreaction Ehrlich[1]) erzeugt, wird auch durch kurzes Erhitzen sofort zerstört, durch Chloroform aber nicht afficirt. Durch Alkohol wird er aus wässerigem Wurzelspitzenextract als weissflockiger Niederschlag (neben Proteïnsubstanzen und diastatischem Ferment) gefällt, kann dem getrockneten Niederschlag durch Wasser wieder entzogen werden. Er wird auch durch längere Alkoholeinwirkung nicht verändert und zeigt nach Fällung und Wiederauflösen seine Reactionen unverändert. Nach unseren heutigen physiologisch-chemischen Anschauungen ist die fragliche Substanz unzweifelhaft den sogenannten Sauerstoff übertragenden Zellsubstanzen einzureihen, und wenn man will, als „Oxydationsferment" zu bezeichnen[2]). Die bekannte Reaction mit Wasserstoffsuperoxyd und

1) P. Ehrlich, Das Sauerstoffbedürfniss des Organismus. Berlin 1885.

2) Die ersten Beobachtungen über diese Körper rühren wohl von Schönbein (Erdmann's Journal f. prakt. Chemie 1868, Bd. 105 und Zeitschr. f. Biol. 1868, Bd. IV) her, welcher die Blaufärbung vieler Pflanzensäfte mit Gujaktinctur und das Unwirksamwerden des Saftes nach Kochen constatirte. Dieser Forscher sah Eiweisskörper

Gujaktinctur ergiebt keinen schwächeren Ausfall bei gereizten Spitzen, als bei ungereizten; vielleicht ist sogar die Reaction umgekehrt bei gereizten Spitzen stärker, was ich jedoch im Hinblick auf individuelle Variationen einstweilen noch nicht als sicher betrachten kann. Diese Beobachtung widerspricht jedoch nicht den voranstehend angeführten, da es Körper (Fermente, z. B. Diastase) giebt, welche mit Gujaktinctur allein keine Reaction, wohl aber eine intensive Blaufärbung nach Zusatz von H_2O_2 hervorrufen. So könnte ganz wohl in unserem Fall eine starke (vielleicht noch vermehrte) Diastasereaction die geringere Reaction des Oxydationsfermentes decken. Wenn wir uns fragen, weshalb an gereizten Wurzelspitzen die Oxydationsfermentreactionen schwächer ausfallen, so besteht sowohl die Möglichkeit einer verminderten Quantität der Sauerstoff übertragenden Substanzen nach erfolgter Reizung, als auch jene Möglichkeit, dass eine Vermehrung eines die angeführten Reactionen hindernden Körpers den constatirten Effect erzeugt. Für die letztere Eventualität spricht Manches, was ich von der Natur des silberreducirenden Körpers in Erfahrung bringen konnte, im Verein mit einer Reihe Beobachtungen, welche Schön-

---

als jene Sauerstoffüberträger an. In neuerer Zeit waren die in Rede stehenden Körper namentlich seitens der Thierphysiologen Gegenstand des Studiums. Vergl. O. Schmiedeberg, Ueber Oxydationen und Synthesen im Thierkörper. Archiv f. experim. Pathologie u. Pharmakologie, Bd. 14 (1881), p. 288. — Jaquet, Ueber die Bedingungen der Oxydationsvorgänge in den Geweben. Ebenda, Bd. 29 (1892), p. 386 (spricht zum ersten Mal von „oxydativem Ferment"). — Salkowski und Jamagiwa, Centralbl. f. d. medic. Wissensch. 1894, No. 52. — Nasse, Rostocker Zeitung 1895, No. 3. — W. Spitzer, Die zuckerzerstörende Kraft des Blutes und der Gewebe. Pflüger's Archiv, Bd. 60 (1895), p. 303; ferner Berliner klin. Wochenschr. 1894, No. 42. — Abelous und Biernè, Mécanisme des oxydations organiques. Archives de phys. 1895, No. 2. — Röhmann und Spitzer, Oxydationswirkungen thierischer Gewebe. Ber. d. Deutsch. Chem. Gesellsch., Bd. 28 (1895), p. 569. — J. Pohl, Zur Kenntniss des oxydativen Fermentes. Archiv f. experim. Pathologie u. Pharmakologie, Bd. 38 (1896), p. 65. — Von physiologisch-botanischen Arbeiten wären zu nennen, ausser den älteren Arbeiten Schönbein's: W. Pfeffer, Beiträge zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. Sonder-Abdr. aus dem XV. Bd. der Abhandl. d. math.-phys. Kl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., Leipzig 1889, p. 447 ff. — G. Bertrand (Comptes rendus 1895, 5./II.) entdeckte im Safte des Lackbaumes ein Oxydationsferment „Laccase". — J. Pohl, l. c., p. 68. — J. Grüss (Landwirthschaftl. Jahrb. [Thiel], Bd. 25 [1896], p. 388) fand, dass aus Kartoffelknollen die O-übertragenden Körper durch Glycerin, wie andere Fermente nach der Wittich'schen Methode, extrahirbar sind, ein Befund, der der von Grüss geäusserten Meinung, dass es sich um gewisse O-übertragende Eiweisskörper hierbei handle, direct widerspricht.

bein[1]) mittheilt in Bezug auf hemmende Wirkung kleiner Mengen von Gerbsäure, Cyanwasserstoff, Eisenvitriol und anderen oxydablen Stoffen.

Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass die fragliche Substanz in den Geweben der Wurzelspitze in relativ viel bedeutenderer Menge sich vorfindet, als in der wachsenden Region. Es ist besonders das Periblem, welches den Körper enthält, und man kann mit Hilfe der Indophenolreaction sich davon überzeugen, dass in diesen Zellen der protoplasmatische Wandschlauch farblos bleibt, während der Zellsaft violett gefärbt ist. Das Protoplasma ist übrigens von der Wand abgehoben, die Zellen unverkennbar getödtet.

Eine nähere chemische Untersuchung liess mich auch bezüglich des silberreducirenden Körpers einige Anhaltspunkte gewinnen. Alkalische Kupfersulfatlösung wird durch die Zellsubstanzen der *Faba*-Wurzelspitzen nicht reducirt, und auch nach Invertinbehandlung tritt keine Reduction auf; es sind somit Glukosen, Rohrzucker nicht zugegen. Ebensowenig kommt bei der Silberreaction Ameisensäure in Betracht, indem Calomelbildung nach Kochen mit Sublimatlösung nicht erfolgt.

In Wasser ist der silberreducirende Körper nicht, oder nur in Spuren löslich, wie der schon erwähnte Ausfall der Proben erweist. Mit starkem Alkohol lässt sich aber die Gesammtmenge der Substanz in Lösung bringen. Destillirt man von dem alkoholischen Extract den Alkohol ab, so geben die ersten Cubikcentimeter des Destillates schwache Reduction von ammoniakalischer Silberlösung, die Schiff'sche Reaction mit Fuchsin-Natriumsulfit deutlich positiv, mit Phloroglucin-HCl erfolgt röthliche Färbung, die Liebermann'sche Probe (H_2SO_4 und KNO_2) positiv. Ein Aldehyd ist also jedenfalls zugegen, allem Vermuthen nach ein aromatischer[2]). Die zurückbleibende Flüssigkeit färbt sich nach längerem Sieden gelb, ihr Reductionsvermögen vermindert sich nicht nachweisbar. Es ist also die Hauptmenge der reducirenden Substanz nicht flüchtiger Natur. Setzt man zu der stark eingeengten Flüssigkeit Wasser zu, so entsteht eine starke Trübung. Ebenso giebt Essigsäure, Salzsäure einen Niederschlag, der sich in Alkali wieder löst. Dieser

1) Journal f. prakt. Chemie, Bd. 105 (1868), p. 199, 202, 217.

2) Vergl. Th. Curtius und J. Reinke, Die flüchtige reducirende Substanz der grünen Pflanzentheile. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 15. Jahrg. (1897), p. 201.

durch Säure fällbare Körper lässt sich mit Aether extrahiren, er reducirt Silberlösung nicht, und dürfte wohl als Harzsäure zu betrachten sein. Die in Aether unlösliche Fraction enthält den reducirenden Körper. Die Substanz wird, wie die Gelbfärbung der Flüssigkeit während der Destillation schon zeigt, in der Hitze theilweise verändert. Die eingeengte Lösung wird an der Luft sehr bald braun, trotz neutraler Reaction. Sie giebt die Millon'sche Probe mit röthlicher Farbe (ähnlich wie Protocatechusäure), färbt sich mit Eisenchlorid grasgrün, Zusatz von verdünntem Natriumcarbonat erzeugt einen Umschlag in Blaufärbung. Mit Alkali färben sich verdünnte, fast farblose Lösungen röthlich-gelb. Man erhält ferner sehr starke Reduction von alkalischer Quecksilbercyanidlösung und ammoniakalischem Silbernitrat, keine Reduction von Sublimatlösung oder alkalischer Kupferlösung, auch nicht nach Kochen mit verdünnter Säure. Ferrosulfat giebt Violettfärbung. Positive Liebermann'sche Probe (Violettfärbung mit H_2SO_4 und KNO_2), oder mit der von E. Nickel angegebenen Modification (Quecksilberchlorid und KNO_2). Weselsky'sche Probe resultatlos. Mit Wasserstoffsuperoxyd röthliche Färbung. Salpetersäure giebt schwache Gelbfärbung. Bleiacetat erzeugt Niederschlag.

Nach dieser kurzen vorläufigen Prüfung möchte ich den fraglichen Körper ansehen als ein hydroxylirtes Benzolderivat, vielleicht als einen Abkömmling mit dem Rest der Protocatechusäure, wie die Aehnlichkeit der Reactionen, besonders die Eisenchloridprobe, vermuthen lässt.

Den mikroskopischen Befunden der Silberprobe zufolge ist die Substanz in den äusseren Periblemlagen in relativ grösster Menge vorhanden. Nach den von Pfeffer[1]) beschriebenen Befunden ist es nicht unwahrscheinlich, dass die intracellulär mit H_2O_2 hervorgerufene Rothfärbung zum Theile wenigstens von unserer leicht oxydablen Substanz erzeugt wird.

Die geschilderten Veränderungen sind einerseits von Interesse, weil sie das erste Mal Befunde darstellen, welche gewiss nur mit den Vorgängen im sensiblen Organe in Beziehung stehen und bestimmt mit den motorischen Vorgängen nichts zu thun haben können. Andererseits ist es bemerkenswerth, dass hier offenbar die Oxydationsvorgänge in den Wurzelspitzenzellen betroffen werden, denn mindestens ein leicht oxydabler, vielleicht aber auch ein

1) Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen (1889), p. 396.

Sauerstoffaufnahme vermittelnder Körper zeigen quantitative Differenzen im gereizten und ungereizten Zustande des Organes[1])

Versuche mit Wurzeln, welche unter verschiedenen Neigungswinkeln geotropisch gereizt wurden, ergaben insofern ein positives Resultat, als die nachweisbaren Veränderungen in den Spitzenzellen in horizontaler Lage zu einer bestimmten Zeit stärker hervortreten, als in einer schräg abwärts gerichteten Stellung, in welcher letzteren die Differenzen gegenüber dem ungereizten Zustande nur wenig prägnant sind.

Die an *Faba* gesammelten Erfahrungen wurden in analoger Weise geprüft an den Keimwurzeln von *Pisum*, *Zea*, *Cucurbita* mit demselben Erfolge. Auch die geotropisch gereizte Coleoptile von *Avena sativa* zeigte die geschilderten Differenzen. Hervorzuheben ist, dass phototropische Reizung hier den gleichen Effect nicht erzeugte.

Objecte ohne räumlich gesonderte sensible Zone sind im Allgemeinen selbstredend nicht zum Vergleich heranzuziehen, weil man hier nicht weiss, was auf Rechnung motorischer Vorgänge zu setzen ist, und was wir auf Processe der Reizaufnahme zu beziehen haben, wenn es sich auch um Vorgänge handelt, welche vor Eintritt der Krümmung stattfinden.

Aussicht ist also jedenfalls vorhanden, dass wir die Vorgänge der Erregung im sensiblen Organ einmal näher kennen lernen werden, nachdem durch die dargelegten, freilich noch den allerersten bescheidenen Anfang bedeutenden, Befunde die Ueberzeugung gewonnen haben, dass thatsächlich objectiv nachweisbare Veränderungen im Erregungszustande der sensiblen Elemente vorliegen.

Zum Schlusse des Abschnittes möchte ich noch betonen, dass wir als Vorgänge der Reizperception (Aufnahme des Reizes) den ausgelösten Erregungszustand des sensiblen Protoplasma's bezeichnen müssen, welcher natürlich der primären physikalischen Wirkung der Reizursache auf die reizbaren sensiblen Elemente als ausgelöstes Moment dem auslösenden gegenübersteht. Allerdings hat dieser Begriff seine volle Klarheit nur dann, wenn wir eine localisirte, von der motorischen Zone räumlich getrennte sensible Region an

1) Zu diesen Fragen vergleiche man die Discussion Pfeffer's über intercellulare Oxydation am citirten Orte, p. 451.

dem reizbaren Organ unterscheiden können. Sind dieselben Zellen sensorisch und motorisch thätig, so bleibt uns nichts Anderes übrig, als jene Processe als „Reizperception“ zu bezeichnen, welche die physikalische oder chemische Wirkung der Reizursache an den Zellen local auslöst und welche jeder Mittheilung des Erregungszustandes zwischen benachbarten Elementen vorangehen. Dabei ist es noch immer fraglich, ob eine solche Vorstellung real begründet ist, und ob nicht in diesem Falle der Begriff „Reizperception“ eine Abstraction ist.

Fassen wir den Begriff der Reizperception in der angedeuteten Weise, so stehen wir mit dem Vorgehen der Thierphysiologie in Einklang, wobei die durch Schallwellen hervorgerufenen Schwingungen des Labyrinthwassers, oder die chemischen Veränderungen des Retinapurpurs durch Lichtwirkung nicht zur Perception zählen, sondern letztere erst mit den Veränderungen im Protoplasma der nervösen Endapparate einsetzt. Im Hinblick auf eine von Pfeffer[1]) gelegentlich aufgestellte Vermuthung, dass die Perception des Reizes auch nicht lebendigen Organtheilen zufallen könne, möchte ich mich in Consequenz der dargelegten Ansichten dahin aussprechen, dass auch dann, wenn die Veränderungen in dem nicht lebendigen Organtheil echte Auslösungsvorgänge sind, der Perceptionsbeginn erst in den protoplasmatischen Vorgängen anzusetzen wäre. Es spielt freilich subjectives Urtheil sehr mit, wenn es sich darum handelt eine Eintheilung in diesen Dingen zu treffen, und jedenfalls kann nur eine möglichst taktvolle umsichtige Beurtheilung animaler und pflanzlicher Reflexvorgänge die thatsächlich praktische Gliederung der Erscheinungen vermitteln. Dies ist jedoch nach dem gegenwärtigen Stand der Forschung oft sehr schwierig.

Zweiter Abschnitt.

Die Fortleitung des aufgenommenen geotropischen Reizes.

Ausser der direct aus den Darwin'schen Wurzelspitzenversuchen abzuleitenden Thatsache, dass eine Fortleitung des geotropischen Krümmungsreizes aus der sensiblen in die motorische Zone unbedingt stattfinden muss, ist bisher über diese Leitungsvorgänge nichts bekannt. Es ist eine ganze Reihe Fragen, welche

1) W. Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen (1893), p. 94, Anm.

der Untersuchung in dieser Hinsicht harren. Festzustellen ist die Art und Weise, wie sich der Reiz von Zelle zu Zelle fortpflanzt, nach welchen Richtungen sich der Impuls überhaupt fortpflanzen kann, mit welcher Geschwindigkeit diese Vorgänge stattfinden, ob ferner sichtbar zu machende oder direct sichtbare Veränderungen in den reizleitenden Zellen zu constatiren sind, welchen Elemente der Wurzelspitze das Vermögen zur Reizleitung innewohnt, und endlich wie die Reiztransmission zu äusseren physikalischen und chemischen Factoren in Abhängigkeit steht. Es ist ohne Weiteres klar, dass bei der Sicherstellung dieser Verhältnisse die Keimwurzel mit ihrer localisirten sensiblen Spitzenzone das klassische Object abgeben muss. Hier wird die Thatsache der Reiztransmission in der lebhaftesten Weise ad oculos demonstrirt, ebenso klar, wie an den stossreizempfindlichen Mimosenblättern. Für den Reizeffect ist es jedoch irrelevant, ob die sensible Zone räumlich getrennt ist oder nicht. Und thatsächlich ergiebt sich auch bei näherer Ueberlegung, dass bei einem seiner ganzen Krümmungszone entlang sensiblen Stengel, z. B. von *Hippuris*, zum coordinirten Zusammenwirken der motorisch activen Elemente eine Reiztransmission ebenso nöthig ist, wie bei einer Keimwurzel. Die Verhältnisse des letzteren Organes zeigen uns nur einen extremen Fall, der sich aber seiner eigenthümlichen Vortheile wegen am besten zur Untersuchung eignet, und überdies einen sicher gültigen Rückschluss gestattet auf Organe mit nicht localisirter sensibler Zone.

Capitel I.

Selbstständigkeit der ductorischen Thätigkeit.

Wir verstehen zwar unter den in Rede stehenden Processen in erster Linie die Reizzuleitung zum motorischen Organ, d. h. den „motorischen Nerv“ des Reflexapparates in seiner Thätigkeit. Wenn wir aber die Gesammtheit des geotropischen Apparates als Reflexapparat auffassen, so verlangt diese Ansicht, dass die Reiztransmission alle Processe zwischen Reizaufnahme und Reaction in sich fasst, also den ganzen sogenannten Reflexbogen.

Nach allen bekannten Thatsachen ist jedoch nicht anzunehmen, dass man etwa in einer Wurzelspitze Reflexcentrum, sensible Zuleitung, motorische Ableitung unterscheiden kann. Zu einer derartigen Specificirung der Leistungen ist es hier nicht gekommen und

wir haben an Stelle der nur für das hochstehende Wirbelthier passenden physiologischen Bezeichnungen der Theile des Reflexbogens einfach zu setzen: „Reiztransmission". Ja, nach den experimentellen Erfahrungen an Wurzelspitzen, besonders wenn man die von mir angegebene Methode des rechtwinkligen Abbiegens der Spitze anwendet, hat es den Anschein, als ob es auch ausschliesslich sensible und ausschliesslich ductorisch thätige Wurzelspitzenelemente nicht gäbe. Ich konnte constatiren, dass die geotropische Sensibilität sich mindestens bis an die Grenze der motorischen Zone (2 mm von dem Vegetationspunkt entfernt) hinauf erstreckt, jedoch in abnehmender Stärke. Es scheint mir selbst die Eventualität, dass die vordersten bei der Krümmung thätigen Zellen noch eine Spur Sensibilität bewahrt haben, gar nicht undenkbar, zumal es sich um eine allmählich verlaufende und keine scharflinige Abgrenzung handelt. Ich möchte daher den Schluss ziehen, dass auch Sensibilität und Reiztransmission nicht auf genau abgetrennte Bezirke beschränkt sind, sondern dass eine graduelle Abstufung vorliegt, so zwar, dass die ductorische Thätigkeit besonders den der motorischen Zone benachbarten Zellen als Hauptleistung zufällt. Diese räumliche Abgrenzung dürfte allerdings gegeben sein.

Wenn wir demnach zu dem Resultate kommen, dass im pflanzlichen Reflexapparat, wie er in der geotropisch reizbaren Keimwurzel vorliegt, nicht mehr als drei functionell verschiedene Theile unterschieden werden können, Reizperception, Reiztransmission, Reizreaction, so ist gleichzeitig auch damit zugegeben, dass Ch. Darwin Recht hatte, wenn er am Schlusse seines Werkes der geistvollen Idee Ausdruck verleiht, dass die Wurzelspitze wirke „like the brain of a lower animal". Damit ist die gesammte Rolle des Spitzenorganes unzweideutig gekennzeichnet. Die Wurzelspitze ist nicht nur der Sinnesapparat, wie Noll[1]) meint, sondern auch der ganze Reflexbogen bei dem geotropischen Reizvorgang.

Capitel II.

Die Wege der Reiztransmission, Geschwindigkeit des Vorganges.

Um das Zusammenwirken der Wurzelspitzenzellen bei allen diesen Vorgängen näher kennen zu lernen, ist es aber nothwendig,

1) Noll, Sinnesleben der Pflanzen (1896), p. 27.

auf die thatsächlichen und die möglichen Wege der Reiztransmission einzugehen. Es besteht einerseits die Frage, wie der Weg beschaffen ist, welchen der percipirte geotropische Reiz generell von Zelle zu Zelle einschlägt; andererseits bleibt zu untersuchen, ob diese Transmission in beliebiger oder in bestimmter Richtung vom sensiblen zum motorischen Organ vor sich geht, und inwieweit experimentelle Eingriffe die natürliche Richtung beeinflussen können. Hierbei soll von der energetischen Natur der Leitungsprocesse und von etwa mit der Fortleitung weiterschreitenden Processen von Zelle zu Zelle abgesehen werden.

Als der Weg, welchen die Transmission des Reizes von Zelle zu Zelle nimmt, werden gewöhnlich die Plasmaverbindungen angesehen. Solche Verbindungen sind in den Wurzelspitzen regelmässig vorhanden. Man kann dieselben bei Anwendung von homogenen Immersionssystemen sogar bereits an den lebenden Spitzenzellen deutlich wahrnehmen. Die Zellwände sind sehr oft mit queren Schattenstreifen durchzogen und öfters bemerkte ich an diesen Stellen leichte knotige Anschwellungen der anliegenden Hyaloplasmaschläuche. Wenn man schwache Jodlösung zusetzt, so retrahirt sich das wandständige Protoplasma um ein Geringes und man nimmt wahr, dass es thatsächlich an den Stellen der Schattenstreifen zarte Spitzen gegen die Membran hin aufweist. Diese Befunde beziehen sich zunächst auf *Vicia faba*. Wenngleich es wahrscheinlich ist, dass den Protoplasmaverbindungen in der That eine derartige Bedeutung als reizleitende Brücken von Zelle zu Zelle zukommt, so ist es trotzdem nicht ausgeschlossen, dass in höherem oder geringerem Grade ein directer Uebertritt von bestimmten Körpern auf diosmotischem Wege aus einer Zelle in die benachbarte die Fortleitung des geotropischen Reizes vermittelt, zumal da wir nun die Kenntniss davon haben, dass die Reizaufnahmsvorgänge wenigstens unter nachweisbaren chemischen Veränderungen im Zellinhalt vor sich gehen. Ich bin geneigt, beiden Momenten, der Mitwirkung der Plasmaverbindungen sowohl als der freien Diffusion, eine Rolle beim Reiztransmissionsvorgang zuzuschreiben, und zwar auf Grund der Erfahrungen, welche zeigen, wie gross die Geschwindigkeit des Leitungsvorganges ist, und der festgestellten Thatsache, dass sich der Reiz von einer Zelle zur anderen allseitig gleichmässig fortzupflanzen scheint.

Ich möchte vermuthen, dass sich für den Fall einer ausschliesslich auf die Plasmabrücken beschränkten Fortleitung des Reizes

derselbe sich voraussichtlich rascher fortpflanzen dürfte, als wenn Diffusion bestimmter Substanzen als reizleitender Vorgang allein in Betracht kommen würde. Freilich fehlt uns hierbei ein vergleichender Maassstab, und wir wissen aus plasmolytischen Versuchen, dass auch Osmose relativ schnell vor sich gehen kann. Für die untersuchten Keimwurzeln fand ich, dass der geotropische Reiz aus der sensiblen Spitze zum motorischen Organ etwa in 5 Minuten hinaufgelangt.

Die Methode war folgende: Die Keimwurzeln wurden genau ihre specifische Präsentationszeit für geotropischen Reiz (20 Minuten für die meisten Fälle) hindurch horizontal gelegt, dann decapitirt, und auf dem Klinostaten auf Krümmungseintritt geprüft. Ausnahmslos trat keine Reaction auf. Dies bewies, dass innerhalb der Präsentationszeit der Reiz wohl vom sensiblen Organ wahrgenommen wird, aber noch nicht bis zur motorischen Zone hinaufgeleitet werden kann. Hierzu ist offenbar eine längere Zeit als die Präsentationszeit nöthig, weil Reizperception und Transmission zeitlich nicht coincidirende Processe sind.

Die Versuche wurden daher mit längerer Reizungsdauer wiederholt. Schon von 25 Minuten Reizdauer zeigten Lupinenwurzeln, nach Decapitation, auf dem Klinostaten deutliche Reaction, welche umso stärker wurde, je länger gereizt worden war. Als Grenze kann die Zeit von 25 Minuten angesehen werden. Da nun 20 Minuten Reizung (und auch bis 25 Minuten hinauf) keinen Effect erzielten, kann man annehmen, dass die Zeit von 5 Minuten etwa den Ausdruck dafür giebt, welche Zeit der Reiz braucht, um aus dem Aufnahmsorgan in den motorischen Apparat zu gelangen. Die Strecke, welche während dieser Zeit zurückgelegt wird, ist gering, jedenfalls nicht über 1 mm. Es handelt sich also um keinen allzuraschen Vorgang, im Vergleich zu den blitzartig verlaufenden Erscheinungen an einem gereizten Mimosenblatt[1]). Es spricht dieses

---

1) Nach einer interessanten Beobachtung Rothert's (Heliotropismus, p. 137) pflanzt sich der phototropische Reiz im Stengel von *Brodiaea congesta* innerhalb 3 Stunden auf 5—6½ cm fort, woraus der genannte Forscher die Fortpflanzungsgeschwindigkeit auf wenigstens 20 mm pro Stunde berechnet. Zu der von mir bestimmten geotropischen Reizleitungsgeschwindigkeit steht diese Zahl im Verhältniss von 1 : ¹⁰/₆, ist daher nicht ganz doppelt so gross. Rothert giebt auch an, dass an *Brodiaea* die Reizfortpflanzung ungewöhnlich schnell sei. Es dürfte sich thatsächlich geo- und phototropische Reizung im Allgemeinen in Bezug auf Fortpflanzungsgeschwindigkeit ähnlich verhalten. Die Leitungsgeschwindigkeit von Stossreizen bei

Ergebniss nicht gerade dafür, dass die zarten Protoplasmafäden die alleinigen Reizüberträger sind. Wohl werden aber dieselben die Schnelligkeit des Vorganges voraussichtlich steigern, indem sie Processe in der Continuität des Plasmas ermöglichen.

Wir kommen nun zu der Frage, welche Richtung die Reiztransmission einschlägt, ob eine vorherrschend nach der motorischen Zone hin strebende Fortleitung zu constatiren ist, oder ob keine bestimmte Richtung vorherrschend ist, sondern der Reiz sich gleichmässig strahlenförmig ausbreitet. Es ist klar, dass das Ziel in beiden Fällen erreicht werden muss, ebenso wie das Licht, in Kugelwellen sich fortpflanzend oder als „Lichtstoff“ vom leuchtenden Körper emittirt, nach beiden Theorien unsere Netzhaut erreichen kann. Es ist aber ebenso einleuchtend, dass diese beiden Vorgänge verschiedene Processe bedeuten. Die Differenzialdiagnose lässt sich durch Unterbrechungs-, Spaltungs- und Resectionsversuche stellen.

Wir wissen, dass Wurzeln, nur mit einer Längshälfte ihrer Spitze ausgerüstet, den geotropischen Reiz percipiren und sich krümmen. Diese Versuche zeigen zugleich, dass Querleitung des geotropischen Reizes möglich ist, weil sie hier stattfinden muss. Ob nun die erhaltene Längshälfte bei der Reizung mit der Schnittebene horizontal oder vertical liegt, es muss sich der Reizvorgang stets auf die decapitirte Seite der motorischen Zone hin fortpflanzen, und diese arbeitet wie in der Norm. Dass dieser Vorgang sich nicht bloss in der operirten Wurzel als Operationserfolg abspielt, lehrt aber das coordinirte Zusammengreifen von Concav- und Convexseite bei jeder geotropischen Krümmung, wofür doch ebenfalls Querleitung angenommen werden muss. Consequenter Weise hat man also den Vorgang einer Querleitung des geotropischen Reizes neben der Längsleitung als normal zu bezeichnen. Die Versuche, um die Querleitung zu erweisen, lassen sich natürlich noch in anderer Anordnung ausführen. Man kann z. B. 2 mm oberhalb der Spitze einen horizontalen Einschnitt bis zur Mitte der Wurzel machen und dort ein Glimmerblättchen einstecken. Solche Wurzeln zeigen keine abnorme Reaction, zum Zeichen, dass Querleitung stattgefunden haben muss. Indirect zeigen auch die Krümmungen von median gespaltenen Wurzeln, bei denen auch die motorische

---

Mimosa ist nach den Zahlen Dutrochet's, Bert's 600—4500 mal so gross, für Mimosenkeimlinge (Haberlandt) 60—390 fach.

Zone gespalten wurde, die Richtigkeit der gewonnenen Anschauung. Beide Hälften benehmen sich nämlich wie zwei selbstständige Wurzeln (Sachs[1]).

Es ist demnach anzunehmen, dass sich der Reiz von den percipirenden Zellen allseitig fortschreitend weiter fortpflanzt und nicht durch ausschliessliche Längsleitung, wie in der thierischen Nervenfaser. Für eine derartige Leitung ist in der Wurzelspitze kein entsprechender Apparat gegeben, ein Umstand, der übrigens in Anbetracht der kurzen zu durchlaufenden Strecke einen Nachtheil nicht ausmacht. Eine entscheidende Bedeutung für die Frage, ob Plasmaverbindungen oder diosmotische Vorgänge die Reizleitung vermitteln, kommt auch diesem Resultate nicht zu, obwohl sich daraus ergiebt, dass ein besonders organisirter reizleitender Apparat, welcher der motorischen Zone entgegenleitet, nicht vorliegt. Wir müssen einstweilen noch beide Eventualitäten als zulässig ansehen.

Von mikroskopisch sichtbaren Reizleitungsprocessen, wie sie beispielsweise in den *Drosera*-Haaren leicht constatirt werden können, kann man bei Wurzeln, nach geotropischer Reizung, nichts wahrnehmen. Ausscheidungen sind nirgends in den Zellen zu bemerken.

Capitel III.

Natur der reizleitenden Processe, ihre Abhängigkeit von äusseren Factoren.

Die Befunde an den mit oxydablen Agentien behandelten Schnitten, wie sie oben des ausführlicheren dargelegt wurden, lassen mich vermuthen, dass es sich bei der Reizleitung um ganz dieselben chemischen quantitativen Veränderungen in den transmissorisch thätigen Zellen handeln dürfte, wie sie in den sensiblen Zellen vorliegen. Man kann sich davon überzeugen, dass die mikrochemisch nachweisbaren Veränderungen nach der motorischen Zone hin etwas zunehmen mit der Dauer der erfolgten geotropischen Reizung. Freilich ist es hier schwer zu sagen, ob diese Zellen nicht auch sensibel (obzwar schwächer) sind und diese Veränderungen auf diesen Umstand zu beziehen sind. Vorläufig liessen sich jedoch keine anderen Thatsachen als Substrat für eine bestimmte Ansicht

---

1) J. Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, I. Bd., 3. Heft (1873), p. 471.

über die Natur der Leitungsvorgänge gewinnen, und ich vermuthe nur, dass sich vielleicht die geäusserte Anschauung der Wahrheit nähert, und dass chemische, von Zelle zu Zelle sich verbreiternde Vorgänge die Fortleitung des geotropischen Reizes besorgen. Eine Stütze findet nach meinem Dafürhalten diese Hypothese darin, dass die Einwirkung äusserer Factoren auf die Reizleitung ganz analog sich darstellt, wie die Wirkung derselben Factoren auf die geotropische Sensibilität.

Das Versuchsprincip besteht hierbei darin, dass unter Bedingungen, welche eine Reaction nicht gestatten, jedoch Perception zulassen, geotropisch gereizt wird; hierauf werden die Wurzeln decapitirt und auf dem Klinostaten unter normalen günstigen Lebensbedingungen auf Krümmungseintritt geprüft. Es ist ohne Weiteres klar, dass die Versuchsobjecte reagiren müssen, falls Reizleitung stattgefunden hat, und umgekehrt sich nicht krümmen können, wenn Transmission unmöglich war. Natürlich hat die Reizdauer stets länger zu währen, als die Präsentationszeit unter den erstgesetzten Bedingungen beträgt. Freilich gewähren diese Versuche nicht die Mittel, unabhängig von einer Beeinflussung der Perception die Reizleitung zu untersuchen, und der theoretisch allerdings mit zu berücksichtigende Fall, dass Bedingungen existiren könnten, welche Transmission noch gestatten, aber keine Perception und Reaction, bleibt natürlich unzugänglich. Wir haben uns nur zu beschränken auf die Prüfung, mit welcher Geschwindigkeit bei erhaltener aber herabgesetzter Sensibilität die Transmission stattfindet. Geprüft wurden ziemlich dieselben Agentien, deren Einflussnahme auf den Perceptionsvorgang bereits früher in Untersuchung gezogen war. Niedere und überoptimal hohe Temperatur, Chloroformnarkose, Kohlensäurewirkung, Salzwirkung. Alle diese Factoren setzen, wie wir sahen, zwar die Sensibilität nachweisbar herab, vernichten sie aber niemals. Die Decapitationsversuche, welche die Fähigkeit, den Reiz zu leiten, selbstständig zu untersuchen hatten, ergaben nun ganz denselben Schluss für die Transmission des geotropischen Reizes. Ohne erst ausführlich die Versuchsergebnisse mitzutheilen (sie stimmen ja wesentlich mit den oben dargelegten Resultaten bezüglich Sensibilität überein), kann ich die Beeinflussung der Reizleitung durch die genannten Factoren dahin präcisiren, dass parallel mit einer Herabsetzung der Sensibilität auch eine Herabsetzung der Geschwindigkeit der Leitungsvorgänge statthat; dass ferner, so lange die Perception besteht, auch Reizleitung erhalten

bleibt. Die nach der oben angegebenen Methode vorgenommene Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit des geotropischen Reizes ergab für abgekühlte *Lupinus albus*-Wurzeln:

bei + 5° C.	10 Minuten	(Präsentationszeit	= 45	Min.)
„ + 2° C.	20 „	„	= 80	„

Man kann ungefähr die Verlangsamung der Reiztransmission gegen die Norm gleichsetzen der Verlängerung der Präsentationszeit bei der entsprechenden Temperatur.

So ist bei 5° C. Transmission und Perception auf die Hälfte der normalen Intensität herabgesetzt, bei 2° C. auf 1/4.

Kohlensäureversuche führen zu ähnlichen Ergebnissen.

Eine Beeinflussung der Reiztransmission durch Verwundungsreiz lässt sich natürlich nach einer analogen Methode nicht sicherstellen. Voraussichtlich wird hier die Leitungsfähigkeit neben der Sensibilität ebenfalls gestört sein und der Wundshock nicht nur die sensible Function, sondern auch die Transmission in Mitleidenschaft ziehen.

Obzwar die Ergebnisse der letzterwähnten Beeinflussungsexperimente negative genannt werden müssen, weil wir die Transmission isolirt nicht prüfen können, so kann man doch daraus die Vermuthung schöpfen, dass tiefgreifende essentielle Differenzen zwischen den Vorgängen in den sensiblen Zellen nach der Reizaufnahme und den Transmissionsvorgängen nicht bestehen dürften, und dass wir uns vielleicht die Vorstellung bilden können, dass die gegebenen (theilweise direct nachweisbaren) Veränderungen in den sensiblen Zellen einsetzen und von Zelle zu Zelle sich fortpflanzen.

Capitel IV.

Einfluss der Erregungsstärke des sensiblen Organes auf die Schnelligkeit der Reizleitung.

Die allgemeine Beschleunigung und Verstärkung der geotropischen Reizvorgänge mit Anwachsen einer einwirkenden Centrifugalkraft äussert sich bekanntlich sogar in einem rascheren Arbeiten des Reactionsapparates, d. h. in rascherem Krümmungsverlaufe und nicht nur in Verkürzung von Präsentations- und Reactionszeit. Es liegt der Schluss nahe, dass auch die ductorischen Processe hierbei eine Intensitätsvermehrung erfahren, und eine raschere Reizleitung vermitteln müssen.

Auch in verschiedenen Neigungswinkeln gegen die Normalstellung findet die Reizleitung bei geotropisch gereizten Wurzeln nicht mit der gleichen Schnelligkeit statt, sondern sie ist in Winkeln unterhalb 20° unter sonst gleichen Verhältnissen nur halb so rasch wie in grösseren Neigungswinkeln.

Bis zu einem gewissen Grade beeinflusst demnach auch die Erregungsstärke die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des geotropischen Reizes bei Keimwurzeln.

Dritter Abschnitt.

Die physikalische Wirkungsweise der Gravitation auf geotropisch sensible Pflanzenorgane.

Capitel I.

Massenbeschleunigung als physiologischer Reiz.

Es ist das schätzenswertheste Ergebniss unserer gegenwärtigen Anschauung über den Geotropismus als Reflexbewegung, dass wir viel klarer und vorurtheilsfreier als früher an die Frage nach dem physikalischen Gravitationseinfluss auf das sensible Organ herantreten können, ungestört von der bunten Mannigfaltigkeit der ausgelösten geotropischen Vorgänge, und allein achtend auf die specifischen Einrichtungen und Eigenheiten des reizaufnehmenden Organes. Wie schwierig war einst der unauflösbare Fragencomplex, warum Stengel aufwärts wachsen, Wurzeln dagegen dem „normalen Gesetz der Schwere folgend“ nach abwärts! Heute ist es ohne Weiteres klar, dass die Gravitation auf das reizempfindliche Pflanzenorgan nicht anders wirken kann, als auf jeden leblosen Körper und dass die Ursache der verschiedenen Wachsthumsrichtung gar nicht in der physikalischen Wirkung der Gravitation liegt, sondern in der specifischen Eigenart des Organes, auf den physikalischen Reiz zu antworten.

Eine Massenbeschleunigung ertheilt die Erdschwere den Partikeln der geotropisch sensiblen Organe ebenso wie einem jeden Körper, und der physikalische Reiz kann nur in einer solchen Massenbeschleunigung gegeben sein. Knight's Versuche haben ad oculos demonstrirt, dass nur diese Wirkung der Gravitation möglich ist, und dass man durch eine analog wirkende Kraft den-

selben Effect experimentell hervorrufen kann, der sich durch die Gravitation bedingt, ohne unser Zuthun, abspielt. Die geotropische Wahrnehmung ist, wie direct aus diesen genialen Versuchen folgt, eine Wahrnehmung der Richtung der Massenbeschleunigung, auf welche in specifischer Weise reagirt wird.

Diese Auffassung, welche wir ausschliesslich Knight verdanken, bedeutet einen unabsehbaren Fortschritt in der Erkenntniss unseres Gegenstandes. Müssen wir auch Sachs[1]) zustimmen, wenn er sagt, dass man auf einem kürzeren Gedankenwege die Ursache der geotropischen Krümmungen in der Schwerkraft hätte erkennen können, als erst nach den Knight'schen Experimenten, so muss doch betont werden, dass nicht in diesem Punkte der immense Fortschritt, welchen wir den Experimenten Knight's verdanken, liegt, sondern in einer anderen Hinsicht. Wir wissen nämlich durch dieselben, dass die geotropisch reizbaren Pflanzen gegenüber einer Massenbeschleunigung sensibel sein müssen. Man kann es daher schwer begreifen, dass ein moderner Forscher in jüngster Zeit seinem Bedauern Ausdruck verliehen hat darüber, dass die Knight'schen Versuche geglückt seien, weil durch dieselben die Vermuthung einer „räthselhaften Fernwirkung" der Schwere auf die reizbaren Pflanzen hinfällig geworden sei!

Wenn wir von der Voraussetzung ausgehen, dass es nur die von der Gravitation den Theilen des geotropisch sensiblen Apparates ertheilte Massenbeschleunigung, d. h. ein absolutes Gewicht ist, welches allein physikalische Reizursache sein kann, so folgt daraus sowohl direct die Anschauung, dass eine bestimmte Vertheilung des von den sensiblen Elementen gegenseitig aufeinander ausgeübten Druckes die Beibehaltung der Gleichgewichtslage des Organes als ausgelöste Action nach sich ziehen muss; als auch der Schluss, dass eine Abweichung von dieser bestimmten Druckvertheilung eine geotropische Reizung des sensiblen Apparates mit nachfolgender entsprechender Reactionsbewegung veranlasst.

Man drückt dieses Verhältniss meist so aus, dass man z. B. von einseitigem Angreifen der Schwere bei horizontal gelegten Wurzeln oder Stengeln spricht, und man sagt, dass diese Organe in ihrer Gleichgewichtslage ein allseitig gleiches Angreifen der Schwerkraft anstreben. Dass dieser Sprachgebrauch zum mindesten ungenau ist, folgt schon daraus, dass für wagrecht geotropische

1) J. v. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie (1882), p. 833.

Organe diese Vorstellungsweise nicht möglich ist, weil diese gerade das gegentheilige Verhalten zeigen.

Der Sachverhalt würde aber schon besser charakterisirt werden, wenn wir sagen, dass die radiär gebauten Hauptwurzeln, Sprosse, gestimmt sind auf identische Druckverhältnisse in beiden Längshälften der sensiblen Zone. Wird dieses Verhältniss durch eine Entfernung aus der Lothlinie gestört, so hätten beide Längshälften nicht mehr identische Druckverhältnisse in ihrem radiär gebauten sensiblen Apparat; es bestände vielmehr eine Druckdifferenz zwischen oberer und unterer Hälfte, ein Factor, welcher den Reizvorgang auslöst.

Die wagrecht und schräg geotropischen Organe hingegen würden wir als Pflanzentheile bezeichnen, welche auf einen specifischen Druckunterschied gestimmt sind. Es wird die eine Hälfte des sensiblen Organes anders afficirt als die andere Hälfte. Der extremste Fall ist der Horizontalgeotropismus. Die Seitenwurzeln, Seitenäste mit ihrem spitzen Grenzwinkel nähern sich umsomehr den orthotropen Organen, je kleiner die specifische Druckdifferenz zwischen den Längshälften im sensiblen Organ für die Gleichgewichtslage ist, d. h. je kleiner der Grenzwinkel ist.

So ist auch ein geotropisch sensibles Laubblatt auf eine Druckdifferenz von Ober- und Unterseite gestimmt, welche es immer wieder aufsucht, so oft es aus der wagrechten Stellung gebracht worden ist. Wie man sieht, bietet der Transversalgeotropismus ein vollkommenes Analogon zum Transversalphototropismus, welcher ja auch nichts anderes anstrebt, als eine Beleuchtungsdifferenz zu erlangen, so dass die Oberseite mehr belichtet wird als die Unterseite. Ob man nun die Sache so ausdrückt, oder einem Sachs-schen geistreichen Gedanken[1]) folgend sich im Geiste das Blatt in senkrecht zur Fläche gestellte positiv geo- und heliotropische Elemente zerlegt, ist wohl irrelevant. Im Wesentlichen kommt man immer auf Druck- und Beleuchtungsgleichheit für orthotrope, Druck- und Beleuchtungs-Differenz für plagiotrope Organe als Gleichgewichtsbedingung zurück.

Dass sich orthotrope Organe thatsächlich so orientiren, dass beide Längshälften identische Druckverhältnisse darbieten, wird sehr schön gezeigt durch den Umstand, dass sie sich bei gleichzeitiger Einwirkung der Gravitation und einer Centrifugalkraft (Rotation

---

1) J. Sachs, Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeiten d. botan. Institutes in Würzburg, Bd. 2, 2. Heft (1879), p. 246.

in einer Horizontalebene) genau in die Resultante beider Kräfte einstellen, so dass beide Seiten wiederum gleichen Druckverhältnissen unterliegen. Erst wenn die Centrifugalkraft sehr klein oder sehr gross wird, geht das Organ in die Kraftrichtung der Erdschwere, beziehungsweise der Fliehkraft über. Daraus folgt direct, dass unsere geäusserte Auffassung die richtige sein muss. Auch die plagiotropen Seitenwurzeln lassen sich zur Bestätigung des aufgestellten Satzes verwenden. Sie stellen sich stets in eine Richtung, welche um den Betrag des specifischen Grenzwinkels von der Resultante beider Kräfte entfernt ist. Nur werden bei Anwendung grosser Centrifugalkräfte die Verhältnisse durch die Umstimmung, d. h. die Verkleinerung des Grenzwinkels complicirt.

Die mitgetheilte Auffassung bestätigt natürlich die Vermuthung, dass die Reizwirkung von Erdschwere und Fliehkraft identisch ist, weil nur die Verhältnisse der Massenbeschleunigung, welche den sensiblen Elementen ertheilt wird, in Frage kommen, in anderen Worten ihr absolutes Gewicht und die hierdurch bedingten Druckverhältnisse.

Wenn es möglich wäre, eine Wurzelspitze mit einer hinreichend paramagnetischen Lösung zu tränken, so dass ein starker Elektromagnet anziehend auf die Zellen der sensiblen Spitze wirken könnte, so müsste ein Reizvorgang zu Stande kommen, welcher direct vergleichbar wäre dem Geotropismus. Leider scheitern derartige Versuche an der schädlichen Wirkung der Eisensalzlösung. Principiell Neues könnte aber dieser Versuch bei bestem Gelingen nicht bieten, und wir wissen auch schon jetzt, dass ein derartig künstlich hervorgerufener Magnetotropismus nur als Geotropismus bezeichnet werden müsste, weil eine auf die Theilchen des sensiblen Organes ausgeübte Massenbeschleunigung die physikalische Reizursache wäre.

Mit der Erkenntniss, dass orthotrope Pflanzentheile auf gleiche Druckvertheilung, plagiotrope auf eine specifische Druckdifferenz in beiden Längshälften des sensiblen Organes gestimmt sein müssen, sind wir aber auch zu dem weiteren wichtigen Ergebniss gelangt, dass dem sensiblen Pflanzentheil die Fähigkeit innewohnen muss, die Druckverhältnisse in beiden Hälften zu vergleichen; denn nur durch Unterscheidung der verschiedenen Einwirkung der Gravitation auf die einzelnen Partien des sensiblen Apparates ist es möglich, dass ein orthotropes Organ eine Schräglage, ein plagiotropes eine Verticallage wahrnimmt und mit reflectorischer Bewegung darauf antwortet.

Nichts anderes ist es bei phototropischer Reizung, woselbst wieder der Beleuchtungsunterschied an beiden Flanken wahrgenommen wird. Die Unterschiedsempfindlichkeit ist eben das Movens bei allen Sinnesfunctionen der Pflanzen und Thiere.

Capitel II.

Geotropismus niederer Pflanzenformen.

Die geotropischen Erscheinungen bei den verschiedenen niederen Pflanzenformen erweisen zur Genüge, dass eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit herrschen muss beim Zustandekommen der reizauslösenden Druckverhältnisse im sensiblen Pflanzenkörper.

Wenn eine *Chlamydomonas* oder *Euglena* sich durch geotactische Schwimmbewegungen gegen eine einwirkende Centrifugalkraft oder gegen die Erdschwere orientirt, so muss selbstverständlich auch da Wirkung von Massenbeschleunigung mitspielen, wenn überhaupt diese Ortsbewegungen durch die Schwerkraft bedingt sind. Durch F. Schwarz[1]) ist jedoch an diesen Organismen der Knight'sche Centrifugalversuch mit positivem Erfolge ausgeführt worden, und die Algen reagirten auf diesen Eingriff gerade so, wie auf die normale Einwirkung der Gravitation durch geotactische Reizbewegung.

Die Forscher, welche sich mit diesen geotactischen Erscheinungen beschäftigten, geben an keiner Stelle an, dass eine bestimmte Orientirung der Zellpole gegen die Lothlinie bei den reizbaren Algen erfolgt; der Reizeffect ist vielmehr nur ein derartiger, dass die Organismen bestimmte Regionen des Mediums aufsuchen, und dass diese Bewegung nachweislich durch die Schwer- oder Centrifugalkraft beeinflusst wird. Sie fliehen im Allgemeinen das Centrum der Massenanziehung und suchen sich von demselben so weit als thunlich zu entfernen oder sind „negativ geotactisch“ (*Euglena*, *Chlamydomonas*, *Paramaecium*). Entgegengesetzt verhalten sich nach Massart[2]) Bakterienarten, welche daher als positiv geotactisch zu bezeichnen sind.

Es werden also ganz bestimmte Zonen des flüssigen Mediums

1) Fr. Schwarz, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. II (1884), p. 60.

2) J. Massart, Recherches sur les Organismes inférieurs. Bull. de l'Académie royale de Belgique, 3me série, t. XXII, No. 8 (1891), p. 165 ff.

aufgesucht, und man muss Jensen[1]) beistimmen, wenn dieser Forscher die physikalische Reizursache bei den geotactischen Erscheinungen in dem hydrostatischen Druck sieht, welcher in den einzelnen Schichten der Flüssigkeit herrscht. Die reizbaren Organismen sind, wie sie auf eine specifisch differente Lichtintensität gestimmt sind, auch auf einen specifischen hydrostatischen Druck, welcher ja ebenfalls eine Function der Massenbeschleunigung ist, gestimmt. Wir werden deswegen auch weiterhin diese Reizbewegung als Geotaxis bezeichnen, weil sie durch Massenbeschleunigung ausgelöst wird.

Es sei hier auch darauf hingedeutet, dass Rheotaxis und Rheotropismus mancherseits dem Begriffe der geotropischen Reizerscheinungen subsummirt werden[2]), weil dabei ebenfalls das Agens eine Massenbeschleunigung darstellt, welche dem sensiblen Organ mitgetheilt wird. Ich möchte diese Auffassung nicht acceptiren, weil bei rheotropischer Reizung von Keimwurzeln z. B. der Vorgang doch kein solcher ist, dass alle Zellen der sensiblen Spitze die Massenbeschleunigung durch geänderte gegenseitige Druckverhältnisse wahrnehmen können. Es ist vielmehr ein einseitiger mechanischer Druck, welchen die Strömung auf das sensible Organ von aussen ausübt. Der Beweis für die Verschiedenheit der physikalischen Wirkung der auslösenden Ursache bei Rheo- und Geotropismus tritt übrigens in der Reizreaction hervor. Die Wurzeln sind bekanntlich positiv geotropisch und negativ rheotropisch.

Gänzlich zurückzuweisen ist es, wenn Verworn sogar die Berührungsreize mit Geotropismus zusammenwirft, und es erscheint mir kaum nöthig, darauf weiter einzugehen.

Die negativ geotropischen Sporangienträger von *Phycomyces nitens* oder einer ähnlichen Mucorinee zeigen uns auf das Schönste, wie, unabhängig von einer Kammerung in Einzelzellen, in dem continuirlich zusammenhängenden Protoplasma durch die Einwirkung der Schwerkraft Druckverhältnisse in eben derselben Weise als auslösende Momente zu Stande kommen können, wie bei den höheren Pflanzen. Der Umstand, dass die vergleichend-physiologische Untersuchung eine Uebereinstimmung bis in die kleinsten Einzelheiten ergiebt bezüglich der geotropischen Vorgänge an einem

---

1) P. Jensen, Ueber den Geotropismus niederer Organismen. Sep.-Abdr. aus dem Archiv f. d. gesammte Physiologie, Bd. 53 (1893), p. 462.

2) M. Verworn, Allgemeine Physiologie (1895), p. 432.

Phycomyces-Fruchtträger und etwa einem Hypokotyl eines Keimlings höherer Pflanzen, lehrt uns, dass thatsächlich die Natur der hierbei stattfindenden Processe eine sehr ähnliche, wenn nicht identische sein wird. Es ist nach Allem anzunehmen, dass auch in den *Phycomyces*-Fruchthyphen das sensible Protoplasma gestimmt ist auf eine allseits gleiche Druckvertheilung nach allen Radien des Querschnittes hin. Eben dasselbe gilt naturgemäss von den geotropisch reizbaren Zweigen einer *Caulerpa* oder anderer Siphoneen. Hier erfahren wir auch, dass der Sitz geotropischer Wahrnehmung nur in den äussersten ruhenden Plasmaschichten sein kann, nicht aber in den inneren Schichten, welche in Strömung begriffen in fortwährendem Wechsel ihrer Druckverhältnisse stehen müssen[1]).

Capitel III.

Wurzeln der Phanerogamen.

a) Welche Gewebe der Wurzelspitze sind geotropisch sensibel?

Durch meine Experimente an Wurzeln, deren Spitze durch ein gebogenes Glasröhrchen rechtwinklig zur Wachsthumszone abgelenkt worden war, konnte ich sicherstellen, dass die sensible Zone hinaufreicht vom Vegetationskegel bis etwa 2 mm oberhalb desselben. Damit war gleichzeitig die von Firtsch[2]) vertretene Meinung widerlegt, dass die Sensibilität nur dem Calyptrogen zukomme. Dieser Autor hatte sich offenbar durch das Ausbleiben der Krümmung nach dem Shock der Verwundung täuschen lassen. Frühere Angaben lauteten übrigens mehrfach (auf Grund von Decapitirungsversuchen) dahin, dass die sensible Zone eine Ausdehnung von der angedeuteten Grösse haben müsse. Es ist schon aus diesen Gründen unmöglich, dass nur dem Meristem der Wurzelspitze die geotropische Sensibilität zukomme. Wahrscheinlich lässt sich dasselbe von Hydrotropismus und Traumatropismus der Keimwurzeln sagen.

Bei Anwendung einiger Umsicht ist es nun möglich, sich, auf Grund von Resectionsversuchen und anderen operativen Eingriffen,

1) F. Noll, Naturwissenschaftl. Rundschau 1888, p. 43.

2) Firtsch, Ber. d. Deutschen Botan. Gesellsch., Bd. II (1884), p. 248.

die bestimmte Ansicht zu bilden, dass wohl die sensible Function keinem speciell differenzirten Gewebe der Spitze zukommt.

Dass zur Erhaltung der geotropischen Sensibilität die Integrität der gesammten Wurzelspitze nicht nothwendig ist, zeigen Versuche von Sachs[1]) an längsgespaltenen Wurzeln. Ich habe dieselben einem eingehenden Studium unterworfen und andere Experimente hinzugefügt und kann die Ergebnisse kurz in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Spaltet man Keimwurzeln von *Faba* genau median innerhalb der ersten 2 mm und legt man in den Spalt ein feines Glimmerblättchen ein, um ein Aneinanderlegen der Hälften zu verhindern, so krümmen sich solche Wurzeln aus der Horizontallage vollkommen normal abwärts, sobald der ca. 24 Stunden dauernde Wundshock vorübergegangen ist.

   Dabei ist es gleichgültig, ob die Spaltfläche während der Reizung horizontal oder vertical gestellt wird.

2. Legt man den Spalt bis in die Wachsthumszone hinein, sodass auch diese in zwei getrennte Hälften zerschnitten wird, so ist der Erfolg ein analoger. Beide Hälften krümmen sich aus der Horizontallage geotropisch abwärts, wie zwei selbstständige Wurzeln.

   Hierbei ist es ebenfalls irrelevant, ob die Schnittfläche vertical oder horizontal steht.

   Sachs giebt für den letzteren Fall ein stärkeres Wachsthum der oberen Hälfte an, und bringt diese Beobachtung in Beziehung zu der normalen Erscheinung eines stärkeren Wachsthums an der Oberseite geotropisch sich krümmender Wurzeln. Unter den geänderten Bedingungen nach der Operation wird aber jede Wurzelhälfte für sich wohl anders arbeiten als im gegenseitigen Zusammenhange. Da ist es nun wahrscheinlich, dass dieses auch von mir beobachtete Stärkerwachsen der oberen Längshälfte einfach die entsprechende Reactionsweise der isolirten Hälfte nach der Operation ist, während die untere Hälfte unter Steigerung der activen Verkürzung rascher in die angestrebte Verticallage kommt. Diese Erscheinungen sind aber Effect der Operation und nicht zu verwechseln mit normalen Vorgängen bei geotropischer Krümmung intacter Wurzeln.

---

1) Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, I. Bd., p. 471 ff.

3. Spaltet man die Wurzelspitze median auf die Strecke von 2 mm und entfernt eine Spitzenhälfte vollständig, so reicht die erhaltene andere Hälfte vollständig aus, um den geotropischen Reiz zu percipiren. Wir haben diese Versuche bereits benutzt, um den Einfluss von Wundreiz auf die geotropische Sensibilität näher kennen zu lernen, und ich verweise auf diese Darstellung bezüglich der Einzelheiten zurück.

   Man kann die halbe Spitze beliebig im Raume orientiren; sie ist stets im Stande eine geotropische Wahrnehmung normal auszuführen, ob nun die Schnittfläche vertical oder horizontal liegt, ob die Spitzenhälfte in die Stellung der rechten, linken, oberen oder unteren Hälfte gebracht wird.

4. Belässt man den Wurzeln von der Spitze nur eine unversehrte Medianlamelle, und entfernt die Flanken vollständig, so bleibt die geotropische Sensibilität erhalten.

5. Durchbohrt man mit einer Nadel Keimwurzeln in ihrer medianen Längsachse, so raubt diese Operation dem sensiblen Spitzenorgan gleichfalls nicht sein Wahrnehmungsvermögen für geotropische Reizung.

6. Lässt sich dagegen behaupten, dass eine Entfernung des Spitzengewebes mit alleiniger Erhaltung eines dünnen medianen Gewebssäulchens aus Plerom gerade so wirkt, wie die Entfernung der ganzen Spitze, und man kann daher daraus schliessen, dass dieses Gewebe entweder bei vorhandener Sensibilität äusserst schwer durch die Operation geschädigt wird oder überhaupt kein Perceptionsvermögen besitzt. Ich möchte vermuthen, dass die erste Eventualität dem wahren Sachverhalt entspricht, weil ich niemals sah, dass sich der erhaltene Pleromrest länger als 2 Tage unversehrt hielt, und nach dieser Zeit stets zu Grunde gegangen war.

Die Folgerungen aus diesen verschiedenen Versuchen lassen sich demnach dahin präcisiren, dass weder dem Meristem allein, noch dem Periblem, noch dem Plerom die sensible Function allein zukommen kann. Es ist vielmehr anzunehmen, dass alle diese Gewebe geotropisch sensibel sind, vielleicht sind geringe quantitative Differenzen vorhanden, welche sich nicht constatiren lassen.

Jedenfalls muss es aber mit Vorsicht aufgenommen werden, wenn in jüngster Zeit Mac Dougal[1]) auf Grund von Versuchen an einseitig gebrannten Wurzeln annehmen will, dass auch für Geotropismus das Periblem das reizempfindliche Gewebe darstelle, weil sich die Wurzeln nur nach Verbrennung einer Periblemflanke traumatropisch krümmen.

Eine Erfahrung scheint mir unbedingt dagegen zu sprechen, dass das Wurzelspitzenplerom nicht sensibel ist. Die bezüglichen Versuche stammen gleichfalls von Sachs. Wenn man aus einem Stengel, dessen Rindentheil (wie häufig) allein geotropisch sensibel ist, eine Mittellamelle herausschneidet und diese mit ihren beiden Schnittflächen horizontal legt, so erfolgt keine geotropische Aufrichtung. Dagegen reagirt eine Wurzel geotropisch, aus deren Spitze eine gleiche Lamelle herausgeschnitten wurde.

Es dürfte daher wahrscheinlich auch das Plerom der Wurzelspitze an der Reizaufnahme betheiligt sein, was natürlich eine eventuell isolirt herzustellende gleiche Function des Periblems nicht ausschliesst. Diese deuten schon die oben erwähnten Durchbohrungsversuche an.

b) Folgerungen hieraus für die sensible Function der Wurzelspitze.

Nachdem es hiermit erwiesen ist, dass sämmtliche Gewebe der Wurzelspitze geotropisch sensibel sind und der physiologischen Function keine anatomische Differenzirung als Substrat zu Grunde liegt, können wir annehmen, dass entweder jede Spitzenzelle für sich in ihrem Protoplasma einen geotropisch sensiblen Apparat in sich birgt, oder dass alle Zellen zusammen erst ein derartiges Organ für die geotropische Wahrnehmung darstellen, indem bestimmte Momente der Anordnung und Verbindung hierbei im Spiele stehen.

Ich glaube aber, dass diese beiden Fälle keine sich gegenseitig ausschliessenden Gegensätze darstellen, sondern dass sie sich sehr wohl beide zugleich realisirt erweisen können und sich gegenseitig unterstützen.

Wenn thatsächlich jede Spitzenzelle selbstständig percipirt, so ist es eine durch die Verbindung im Organismus gegebene Noth-

1) Botanical Gazette 1897, p. 320.

wendigkeit, dass alle Zellen bei der Perception in gesetzmässiger Weise cooperiren, oder correlativ thätig sind.

Es wird die Perception geotropischer Reizung selbst dann, wenn jede Zelle für sich im Vollbesitze der sensiblen Einrichtungen ist, nicht anders als durch Zusammenwirken aller sensiblen Zellen der Spitze geschehen können, und es würde die Wurzelspitze thätig sein wie eine aus vielen stromerzeugenden Elementen bestehende galvanische Batterie.

Obwohl ein gesondertes sensibles Gewebe in der Wurzelspitze nicht nachzuweisen ist, möchte ich doch mehrere anatomische Momente mit der geotropischen Sensibilität in Beziehung bringen. An jeder Wurzelspitze ist eine Anordnung der Zellen in Längsreihen ungemein auffallend. Die Zellen des Vegetationskegels beginnen nach den ersten Theilungen alsbald, sich fortan hauptsächlich durch horizontale Wände (wenn die Wurzel vertical steht) zu theilen und hierdurch kommt das Charakteristische des Spitzengewebes zu Stande. Verzweigungen durch Dichotomie sind an diesen Reihen selten, und wenn sie vorkommen, so legen sich die beiden Zweige knapp aneinander, wie zwei Nachbarreihen. Durch Druck auf das Deckglas ist ein Längsschnitt durch eine Wurzelspitze (besonders nach Zusatz sehr verdünnten Alkali's) ungemein leicht in diese Zellenreihen zu zerfällen, ein Zeichen, wie äusserst locker der Zusammenhang zwischen den benachbarten Reihen im Vergleiche zu der Verkittung der einzelnen Zellen einer und derselben Reihe ist. Dieses Verhalten ist an Sprossvegetationspunkten niemals zu constatiren, wie man sich an *Elodca*, *Hippuris*-Stengeln u. a. leicht überzeugen kann. Im Wurzelperiblem ist wie bekannt das Vorkommen von lufterfüllten längsverlaufenden Intercellularräumen etwas sehr Gewöhnliches.

Diese Zellreihen laufen um den Vegetationsscheitel herum und bilden im Allgemeinen einen Complex von concentrischen Schalen. Diese Schalenstructur ist meiner Meinung nach von Bedeutung für die Function der Wurzelspitze als geotropisch sensibles Organ.

Es ist darin gewissermassen eine Verstärkungseinrichtung gegeben, indem jede Zellreihe aus Elementen besteht, welche bei einer Lageveränderung seitens der darüber befindlichen Zellmassen die gleiche Druckvermehrung oder Druckverminderung erfahren. Auf diese Art muss eine bessere Wirkung für die Ermöglichung geotropischer Reizung erzielt werden, als wenn die sensiblen Elemente ordnungslos ihre Aufgabe zu erfüllen hätten.

Diese anatomische Eigenthümlichkeit der Wurzelspitze bestärkt nur die Auffassung, dass es nicht so die Einzelwirkung der zelligen Elemente ist, welche bei dem Zustandekommen geotropischer Reizung mitspielt, sondern vielmehr erst das Zusammenwirken der zweckmässig angeordneten Spitzenzellen. Die schalenförmigen Periklinen, aus welchen die Wurzelspitze besteht, sind nach allen Beobachtungen keine steifen Zellstränge, sondern vielmehr weiche, wenig elastische, dem Zuge der Schwere leicht nachgebende Bänder. Man bemerkt dies schon an dem Ausbiegen derselben, wenn man eine Wurzelspitze zerdrückt. Sie biegen mit Leichtigkeit convex nach aussen, ohne dass eine Continuitätstrennung zwischen den Zellen eines Bandes erfolgt, und es ist dabei eine namhafte Dehnung besonders für die äusseren Zellreihen der Spitze erfolgt. Nur die Zellen am Vegetationsscheitel lassen sich leicht gänzlich isoliren, ähnlich wie die Elemente der Wurzelhaube. Mit dieser Erscheinung im Einklange steht die Fähigkeit der Wurzelspitze sich an harten Körpern, vorspringenden Ecken von Gesteinspartikel herumzuschmiegen, ihre hervorragend ausgebildete Plasticität. Diese plastischen Eigenschaften werden gewiss herbeizuziehen sein, wenn es sich darum handelt das anatomische Substrat zu suchen für die bei den Wurzeln besonders ausgebildete Reizbarkeit durch Gravitationswirkung auf ihre Elemente.

Es ist demnach nicht nothwendig, eine hypothetische „geotropische Reizstructur" im sensiblen Protoplasma zu suchen, nachdem sich uns manche anatomische und physiologische Erscheinung darbietet, welche sich ungezwungen mit der Fähigkeit Gravitationswirkung wahrzunehmen in Beziehung setzen lässt.

Diese anatomisch-physiologischen Verhältnisse sind nun für orthotrope und plagiotrope Wurzeln gleich. Es folgt daraus, dass auch selbstverständlicher Weise die physikalische Wirkung der Schwere in gleicher Weise bei Haupt- und Nebenwurzeln zum Ausdrucke gelangen wird. Die Reizstimmung des sensiblen Organs ist es allein, welche in der Verschiedenheit der Ruhelage bei beiden Gattungen von Wurzeln hervortritt, und hier wird besonders klar gezeigt, dass es nicht auf die Structur des perceptiv thätigen Organes ankommt, wenn als Reactionseffect eine orthotrope und plagiotrope Stellung resultirt.

Dies ist besonders zu betonen, da Noll[1]) auf einen dem

1) F. Noll, Ueber heterogene Induction, Leipzig 1892, p. 19 ff. und Sinnesleben der Pflanzen, Frankfurt 1896, p. 83 ff.

Reactionserfolg entsprechend construirten Empfangsapparat für den geotropischen Reiz grosses Gewicht zu legen scheint und ausführlich die Constructionsmöglichkeit eines künstlichen derart functionirenden Apparates für verticale und plagiotrope Lagen darlegt. Abgesehen davon, dass Noll's geotropische Maschine uns nur ein äusserlich ähnlich thätiges Modell ohne realen Hintergrund vorstellt, ist das Haupthinderniss für die Anwendung derartiger Schemen eben darin gelegen, dass diese Schemen die Differenz zwischen Ortho- und Plagiotropie bereits in den Empfangsapparat für den physikalischen Reiz verlegen, während diese Differenz erst in der Relation zwischen Wahrnehmung und der auszulösenden Action liegen kann. Diese gewisse Relation ist am besten durch den Ausdruck „Reizstimmung“ zu kennzeichnen. Die Reizstimmung wechselt, wie bekannt, bei Pflanze und Thier selbst bei demselben Individuum mit den äusseren Bedingungen. An uns selbst können wir die Erfahrung sammeln, dass eine bestimmte Gesichts- oder Gehörswahrnehmung sehr verschiedene Wirkungen im Organismus äussert, je nach dem Gesammtzustand desselben, und unser Auge oder Ohr functionirt dabei vollkommen gleichmässig in normaler Weise als reizpercipirender Apparat. In analoger Weise werden wir bei dem Reizstimmungswechsel an Bakterien bei Concentrationsänderungen einer chemotropisch wirksamen Substanz, oder an Algenschwärmsporen bei Intensitätsänderungen der Beleuchtung zu denken haben an eine Alteration der Beziehungen zwischen Erregung des Aufnahmsorganes und des Reactionsapparates, sei es dass extrem starke Erregung des percipirenden Organes oder andere Wechselbeziehungen zwischen den durch die Reizung erweckten Thätigkeiten mit den momentan im Lebensgetriebe des Organismus gebotenen Verhältnissen die Ursache hiervon sind. Noll's Annahme einer Verschiedenheit im Empfangsapparat für verschiedene Reactionsweise, welche offenbar bei ortho- und plagiotropen Organen structurelle Differenzen im sensiblen Organe voraussetzt, kann ich demnach nicht acceptiren. Ein anderer Fehler der von Noll construirten geotropischen Maschine ist der, dass sie in der orthotropen, beziehungsweise plagiotropen Gleichgewichtsstellung eine reizlose Ruhelage besitzt, was für die Verhältnisse im geotropisch reizbaren Organismus aber nicht zutrifft.

Dass die von Noll[1]) in der citirten Schrift weiterhin ausgeführten Betrachtungen über „Reizfeld“ als „Function der unbe-

1) l. c, p. 16.

kannten reizbaren Structur" sich ebenfalls nicht aufrecht halten lassen, wird noch zu erwähnen sein. Es sei einstweilen nur bemerkt, dass sie auf den unrichtigen Voraussetzungen basiren, dass die geotropische Reaction nur in einer Wachsthumsförderung der einen Flanke besteht, und dass die geotropische Optimalstellung für orthotrope Organe in der Horizontallage gegeben sei.

Auf Grund der gegebenen Thatsachen haben wir also daran festzuhalten, dass die physikalische Wirkung der Gravitation bei orthotropen und plagiotropen Wurzeln dieselbe sein muss, und dass beiderlei Organe zur Aufnahme des Schwerkraftreizes einen vollkommen identisch gebauten Apparat in ihrer Spitze besitzen. Ein bestimmtes geotropisch sensibles Gewebe lässt sich aber nicht feststellen, sondern es hängt die Einrichtung des Perceptionsapparates mit dem schaligen Aufbau der Wurzelspitze zusammen. Die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze ist nicht in der gesondert möglichen Perception jeder Spitzenzelle begründet, sondern in dem Zusammenwirken der zweckmässig angeordneten Zellcomplexe, welche die gegenseitige Lagerung durch die jeder Lage entsprechenden Druckverhältnisse wahrnehmen, und deren geotropische Erregung von der Grösse der stattgefundenen Lageveränderung und der damit verbundenen Variation in den Druckverhältnissen in Abhängigkeit steht. Dabei ist es einerseits möglich, dass eine und dieselbe Lage- und Druckänderung unter verschiedenen Bedingungen eine verschieden intensive Erregung und Reaction erzeugt, weil die Sensibilität des Empfangsapparates keine constante Grösse darstellt, und sich mit dem jeweiligen Zustande des Organismus ändern kann; andererseits können sich aber die ausgelösten Thätigkeiten mit den sonst im Gange befindlichen Thätigkeiten combiniren. Diese letzteren Verhältnisse fassen wir als Reizstimmung zusammen. Selbstverständlich ist in allen Fällen eine structurelle Aenderung des Empfangsapparates ausgeschlossen, und es kommen in Bezug auf das reizaufnehmende Organ nur Aenderungen in der Impressibilität des sensiblen Protoplasma's in Betracht.

c) Die Schwerkraftwirkung bei orthotropen Wurzeln.

Wir sind zu dem Ergebniss gelangt, dass allgemein reciproke Druckveränderungen bei Aenderung der Orientirung des sensiblen Organes im Raume als geotropischer Reiz empfunden werden, und dass jedes Pflanzenorgan auf einen bestimmten Druckzustand als sogenannten Gleichgewichtszustand eingestellt ist.

Handelt es sich aber um Wahrnehmung des von den Nachbarzellen an den verschiedenen Seiten jeder Zelle ausgeübten Druckes, so muss es für die Function des Organes von Bedeutung sein, in welcher Art dessen Zellen aneinander gegliedert sind. Es ist daher zu erwarten, dass für die orthotropen Wurzeln der Aufbau der sensiblen Spitze aus zur Längsachse parallelen Schalencomplexen bei der Perception des geotropischen Reizes eine Rolle spielt. Thatsächlich lassen sich sämmtliche bisher bekannten Thatsachen, welche uns das Experiment bezüglich der geotropischen Reizwirkung in verschiedenen Stellungen des Organes im Raume kennen gelehrt hat, in dieser Hinsicht verwerthen.

Eine orthotrope Wurzel besitzt zwei Stellungen, in welchen kein krümmender Impuls thätig ist, welche sie demnach von einander nicht zu unterscheiden vermag. Dies ist die normale senkrechte Ruhelage, und, wie ich experimentell ausser Zweifel stellen konnte[1]), die invers verticale Position mit der Spitze nach oben. Es ist bekannt, dass auch in der letzteren Stellung an frei aufgestellten Wurzeln eine Krümmung nach abwärts erfolgt. Das Ausbleiben einer geotropischen Reizung nach Inversstellung bei eingegipsten Objecten, welche demnach nutationslos fixirt sind, erweist sicher, dass es allein die Circumnutation der Wurzelspitze ist, welche in der Norm an inversen Objecten durch Entfernung aus der Verticallage eine reactionsauslösende Stellung vermittelt.

Der Mangel an Unterscheidungsvermögen für die beiden Verticallagen beweist, dass orthotrope Wurzeln keine Einrichtung besitzen, welche eine Wahrnehmung von Unten und Oben vermittelt, d. h. zur Unterscheidung der Direction eines längsgerichteten, zur Längsachse parallelen Druckes auf die sensiblen Zellen dient. Nur ein solcher Druck kann in seinen Verhältnissen unterschieden werden, welcher mit der Organlängsachse einen Winkel bildet, also seitlich gerichtet ist. Mit dieser Eigenthümlichkeit ist unstreitig der Aufbau der sensiblen Wurzelspitze aus Schalencomplexen, welche zur Längsachse parallel gerichtet sind, und aus leicht trennbaren Längsreihen sensibler Zellen bestehen, in Beziehung zu bringen. Dementsprechend ist der Satz aufzustellen, dass bei orthotropen Wurzeln die Längsreihen der sensiblen Spitzenzellen zur Wahrnehmung und Unterscheidung des gegenseitig ausgeübten seitlichen Druckes

1) Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVII, p. 290 (1895). Hier auch die ältere Literatur citirt.

befähigt sind, hingegen einen ihrer Achse parallelen Druck bezüglich dessen Richtung von und zur Wurzelspitze nicht zu unterscheiden vermögen [1]). Diese Zellenreihen sind gestimmt auf den vollen Betrag des Druckes parallel zur Längsachse und auf einen seitlichen Druck gleich Null. Jede Veränderung dieses Verhältnisses löst einen Erregungszustand aus, welcher die Herbeiführung der entsprechenden motorischen Vorgänge, welche in die Ausgangsstellung wieder zurückbringen, zum Ziele hat.

Bringen wir orthotrope Wurzeln in horizontale Lage, so wird der seitliche Druck einer Längsreihe sensibler Spitzenzellen auf die andere, welche darunter liegt, sein absolutes Maximum erreichen. Damit ist aber noch immer nicht die Nothwendigkeit gegeben, dass auch die ausgelöste Erregung ihr maximales Maass in der horizontalen Position erreicht; denn der Druck als auslösender Factor braucht keine bestimmte mathematische Function der Erregungsgrösse zu sein. Die früher bekanntlich mehrfach ausgesprochene Ansicht, dass die horizontale Position die intensivste krümmende Wirkung entfalte, ist denn auch wirklich mit den Thatsachen nicht im Einklang, wie die von mir ausgeführten Untersuchungen gezeigt haben; der maximale Effect ist vielmehr erst rund 45° über die Horizontalstellung hinaus erreicht.

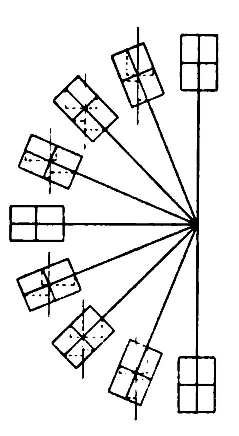


Fig. 4.
Schema zur Druckvertheilung in einem Zellcomplex unter verschiedenem Neigungswinkel.

Die absolute Grösse des seitlichen, senkrecht zur Längsachse des Organes gerichteten Druckes ist dem Sinus des Neigungswinkels proportional, wie die beistehende Construction sofort zeigt. Daraus folgt, dass die optimale Reizlage (135° Ablenkung) dieselben Verhältnisse der Seitendruckgrösse bietet, wie der Winkel 45°; und trotzdem ist die geotropische Wirkung beider Stellungen höchst different. Diese Differenz kann nur darauf beruhen, dass die ungleiche Vertheilung des seitlichen Druckes innerhalb der Zellen

1) Die Vertheilung des längsgerichteten Druckes innerhalb der achsenparallelen Zellreihen wird natürlich in beiden Verticallagen gerade entgegengesetzt sein müssen, und keine Zelle hat nach Drehung des Organs um 180° die ursprünglichen Druckverhältnisse beibehalten. Wenn nun trotzdem keine Unterscheidung der beiden Stellungen möglich ist, so ist dies ein neuer Beweis dafür, dass die sensiblen Zellcomplexe als Ganzes perceptorisch thätig sind.

einer sensiblen Längsreihe empfunden und mit verschieden starker Reaction beantwortet wird. Aus der nebenstehenden Fig. 5 ist unschwer zu ersehen, dass die mit I, II, III bezeichneten Stellen der Längsreihe a in den Lagen 135° und 45° genau inversen Seitendruckverhältnissen unterworfen sind. Dass gerade die Stellung 135° mit ihrer specifischen Druckvertheilung maximalen Reactionseffect erzeugt, müssen wir eben als empirisch festgestellte gegebene Thatsache betrachten, welche in den geotropischen Eigenschaften der orthotropen Wurzeln begründet ist. Eine teleologische Betrachtung dieser Verhältnisse kann zweifelsohne die Einrichtung als eine höchst nützliche hinstellen, indem gewissermassen das Organ auf eine Ablenkung hin jeweilig in passender Weise zu reagiren vermag.

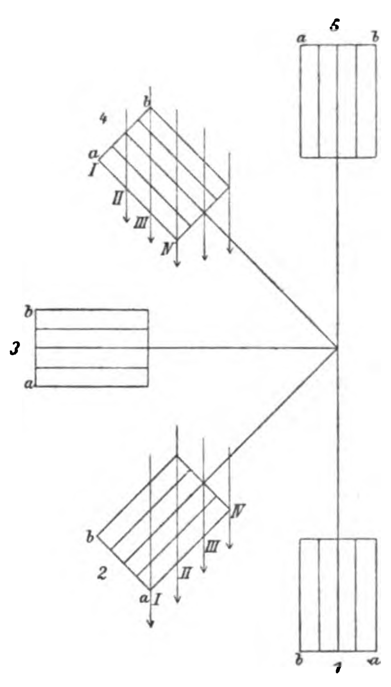


Fig. 5.

Wenn es sich bewahrheitet, dass der thierische Organismus in Otocysten und verwandten Organen einen sensiblen Apparat zur Wahrnehmung von Lageveränderungen des Körpers im Raume besitzt (und einige neuere Arbeiten lassen dies vermuthen), so können wir den geotropisch sensiblen Apparat der Wurzelspitze direct mit solchen Einrichtungen vergleichen. Nur fehlt den sensiblen Wurzelspitzen das Unterscheidungsvermögen für oben und unten in verticaler Richtung, weil kein geschlossener kugelförmiger sensibler Apparat vorliegt wie z. B. in einem Gehörbläschen, sondern ein System zur Längsachse paralleler sensibler Zellreihen, welche nur Seitendruck unterscheiden können. Der Vergleich mit den thierischen Sinnesapparaten macht es besonders einleuchtend, dass wir zwischen den absoluten Druckveränderungen, welche den Neigungswinkeländerungen entsprechen, und den Aenderungen im Erregungszustande des sensiblen Organes keinerlei mathematisch a priori bestimmbaren Zusammenhang erwarten dürfen. Die ausgelöste Erregung des thierischen Reflexapparates variirt ja ganz besonders

stark auf gleiche, aber in verschiedener Richtung erfolgende Bewegung der Otolithen im Gehörbläschen, indem stets andere Zellen des Epithels gereizt werden.

Wenn man orthotrope Wurzeln in eine horizontale Lage bringt, so ist es bekanntlich gänzlich irrelevant für den Reizeffect der Gravitation, welche Flanke des radiär gebauten Organes nach oben oder unten sieht. Für sämmtliche Horizontalstellungen ist der ausgelöste Effect vollkommen identisch.

Die Druckverhältnisse sind für die sensiblen Zellen in allen diesen Lagen gleich, und es ist kein quantitativer Unterschied vorhanden. Damit fehlt auch das Substrat für eine unterscheidende Wahrnehmung durch das sensible Organ. Das gleiche gilt für alle Stellungen, welche das Organ durchläuft, wenn es in einem bestimmten anderen Neigungswinkel um seine Längsachse gedreht wird.

Es wird darzulegen sein, dass alsbald ein Unterscheidungsvermögen innerhalb dieser Orientirungsgruppen eintritt, wenn wir es mit einem dorsiventralen Organe zu thun haben, welches aus sensiblen Zellenreihen besteht, die an zwei diametral gegenüberliegenden Flanken ungleiche Elemente enthalten.

d) Plagiotrope Wurzeln und horizontale Rhizome.

Nach den über die Richtungsursachen dieser Organe bekannt gewordenen Thatsachen kann kein Zweifel sein, dass die eigenthümliche plagiotrope Gleichgewichtslage derselben ausschliesslich durch die geotropischen Eigenschaften bedingt ist, und keine andere Richtkraft dabei mit thätig ist[1]). Die von F. Noll[2]) aufgestellte Ansicht, dass den Seitenwurzeln ausserdem noch eine autonome Richtkraft („Exotropie") innewohnt, wird direct widerlegt durch die vollständige Desorientirung der Wurzeln auf dem Klinostaten. Dem äusserlich in der schrägen oder horizontalen Ruhelage ausgeprägten geotropischen Reactionsmodus Rechnung tragend, können wir die plagiotropen Organe als diageotropische den orthogeotropischen gegenüberstellen. Der Diageotropismus kann bei gleicher

1) F. Czapek, Ueber die Richtungsursachen der Seitenwurzeln etc. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Cl., Bd. CIV, Abth. I, November 1895, p. 1202 ff. (Sonderabdruck, p. 6).

2) F. Noll, Botan. Centralbl., Bd. 60, p. 129 (1894). Neuerdings ist Noll jedoch auf die Annahme einer Exotropie nicht mehr zurückgekommen. Vergl. desselben Autors „Sinnesleben der Pflanzen", Frankfurt 1896, p. 86.

structureller Beschaffenheit des reizaufnehmenden Organes nur auf einer specifischen Reizstimmung, einer Einstellung auf bestimmte Druckverhältnisse, beruhen. Dabei ist conform den dargelegten Anschauungen kein essentieller Gegensatz zwischen ortho- und diageotropen Organen gegeben. Erstere sind nur auf einen Seitendruck im sensiblen Organ gleich Null gestimmt, während bei letzteren der für die Ruhelage angestrebte Seitendruck von Null different ist, und vom Sinus des Grenzwinkels abhängt. Orthotropie und Plagiotropie sind also nur graduell different.

Die plagiotropen Seitenwurzeln besitzen in ihrer sensiblen Spitze einen vollkommen ebenso wie bei den Hauptwurzeln gebauten Aufnahmsapparat für den geotropischen Reiz. Das anatomische Substrat für das geotropische Wahrnehmungsvermögen ist also für ortho- und diageotrope Organe das gleiche, und wir werden thatsächlich als Ursache der plagiotropen Gleichgewichtslage nur eine von orthotropen Organen verschiedene Reizstimmung (Geotonus) zu betrachten haben.

Die Seitenwurzeln sind gleich den Hauptwurzeln radiär gebaute Organe, und in Consequenz dieses Umstandes werden die gleichen Neigungslagen rechts und links von den Verticalstellungen nicht unterschieden bezüglich Grösse des ausgelösten Effectes, und für den letzteren ist es überhaupt gleichgültig, welche Lage die Wurzel in einem bestimmten Neigungswinkel durch Drehung um die Längsachse erhält. Dementsprechend besitzen die Nebenwurzeln auch zwei gleiche Ruhelagen in dem specifischen Grenzwinkel rechts und links von der Verticallage.

Eine bisher noch nicht untersuchte Frage ist jene, ob Seitenwurzeln in beiden Verticalstellungen, mit der Spitze senkrecht nach aufwärts oder abwärts gerichtet, eine geotropische Reizung zur Krümmung erleiden. Wenn man die Wurzeln nicht unbeweglich fixirt in diesen Stellungen festhält, so kann man, wie an orthotropen Wurzeln, stets eine Rückkehr in die normale Grenzwinkelstellung aus beiden Verticallagen constatiren. Wie an Hauptwurzeln die Prädilectionsrichtung des Krümmungsbeginnes unter solchen Verhältnissen in der Nutationsebene (Ebene der Trennungsfläche der Cotyledonen, in welcher die lange Achse der Circumnutationsellipsen liegt) gegeben ist, so krümmen sich auch Seitenwurzeln vorzüglich in der Ebene ihrer Orthostiche aus demselben Grunde, ein Anzeichen, dass auch hier die Circumnutationsbewegung durch Entfernen der Spitze aus der Verticalebene die Krümmung veranlassen

dürfte[1]). Thatsächlich ist dem auch so; denn wenn man Seitenwurzel mit ihrer Spitze ganz genau vertical aufwärts oder abwärts durch enge Glasröhrchen unbeweglich fixirt hält, so erzielt man niemals nach mehrstündiger derart ausgeführter Reizung einen nachträglichen Krümmungseffect auf dem Klinostaten. Es ist demnach die Verticalstellung auch für die Seitenwurzeln keine Krümmung auslösende Lage. Im ersten Momente könnte dieser Befund stutzig machen, da wir wissen, dass die Differenz zwischen Orthotropie und Plagiotropie eben in der Stimmung auf verschiedene Druckverhältnisse beruht, und man denken könnte, dass aus einer Verticalstellung Seitenwurzeln unbedingt in ihre Grenzwinkelstellung sofort zurückkehren müssten. Weil aber nun der thatsächliche experimentelle Befund der eben dargelegte ist, so sehe ich gerade darin wieder einen Beweis für die Unmöglichkeit, dass auch plagiotrope Wurzeln vermöge ihrer Structur im sensiblen Spitzenorgan einen anderen als einen seitlich gerichteten Druck wahrnehmen. Auch sie unterscheiden die Verticallagen nicht von einander, weil der longitudinale Druck allein keine differenzirte Wahrnehmung vermittelt. In den Verticalstellungen der Seitenwurzeln fungirt der Reaction auslösende Apparat daher einfach nicht, und es ist zur Einleitung einer Rückkehr in den Grenzwinkel, die der Reizstimmung entsprechende Lage, erst eine kleine Entfernung der sensiblen Spitze aus der Verticalen nothwendig. Für jede andere Lage als die verticale wird natürlich durch den auf die sensiblen Zellen in ihrem Längsverband gegenseitig ausgeübten seitlichen Druck diejenige Erregung ausgelöst, welche mittelst der veranlassten Reactionskrümmung den normalen Geotonus wiederherstellt.

Für die Seitenwurzel ist es demnach geradezu ein Mangel, dass nur Seitendruck vom sensiblen Organ unterschieden wird; doch wird im normalen Leben der Wurzel derselbe durch die Circumnutationsbewegung ausgeglichen.

In dem Verhältniss zwischen Neigungswinkelgrösse und dem Betrage des ausgelösten Reactionseffectes bei den Seitenwurzeln zeigt es sich auf das prägnanteste, wie wenig sicher der Schluss aus dem Maasse des entsprechenden seitlichen Druckes (= Function des Neigungswinkelsinus) auf die gesetzte geotropische Erregung ist. Meine Untersuchungen zeigten, dass die geotropische Wirkung bei Vergrösserung der Neigung gegen die vertical abwärts gerichtete

---

1) Vergl. auch neuerdings A. Schober. Botan. Zeitung 1898, p. 7.

Stellung vom Grenzwinkel an rapid steigt, demnach in dem der Grenzwinkellage symmetrischen Winkel des oberen Quadranten, welcher denselben Sinus besitzt, bereits bedeutend ist; das Maximum der Wirkung wird etwa 90° über der Grenzwinkelstellung, also ungefähr bei einer Ablenkung von 150° von der Verticalstellung erreicht. Was von den orthotropen Wurzeln gesagt wurde, gilt daher auch für die Seitenwurzeln. Der Grund dieser Erscheinungen liegt in dem specifischen geotropischen Verhalten des Organes, und mag in Ermangelung weitergehender Zergliederung vorläufig als Anisotropie der sensiblen Structur des Organes bezeichnet werden. Wie ich in meinen früheren Arbeiten gezeigt habe, ist der geotropische Impuls bei Seitenwurzeln, welche von der Grenzwinkelstellung abwärts bis zur Verticalen abgelenkt worden sind, namhaft schwächer, als oberhalb der Grenzwinkellage. Die Ueberlegung an der Hand unserer schematischen Fig. 5 lässt dies einigermassen begreiflich erscheinen, indem bei solchen Ablenkungen eine nur relativ geringe Aenderung in der Vertheilung des Seitendruckes zwischen den sensiblen Spitzenzellreihen erfolgen kann. Auf die gleichmässige Vertheilung des Seitendruckes in der horizontalen Lage reagiren aber die Seitenwurzeln, wie bekannt, bereits sehr stark.

Das Studium der geotropischen Verhältnisse bei horizontalen Rhizomen und diageotropen unterirdischen Sprossorganen differenter Art lehrt Thatsachen kennen, aus denen wir schliessen müssen, dass dieser Geotropismus bis auf leichte graduelle Unterschiede dem Nebenwurzelgeotropismus vollkommen gleicht. Der Grenzwinkel ist hier meist 90°. In der mehrfach citirten Studie über die Richtungsursachen diageotroper Organe habe ich auseinandergesetzt, dass bei den in Rede stehenden Sprossorganen eine ganz ähnliche Wirkung verschiedener Neigungslagen festzustellen ist, wie ich sie eben von den Nebenwurzeln erwähnt habe. Dies ist ein scharf charakterisirendes Merkmal für diesen Diageotropismus gegenüber oberirdischen horizontal geotropen Organen, welche sich entgegengesetzt verhalten, und zeigt, dass die Reizstimmung nicht immer dieselbe ist, wenn auch in allen Fällen der Grenzwinkel gleich 90° und identisch ist. Es stehen bezüglich ihres Geotropismus die unterirdischen Sprosse in der Regel entschieden den Wurzeln näher, wogegen die oberirdischen diageotropen Organe sich mehr negativ geotropischen Sprossen nähern.

Bei den in Rede stehenden Organen haben wir es nicht immer mit radiären Organen zu thun, sondern es sind besonders horizon-

tale Rhizome dorsiventral gebaut. Die Dorsiventralität lässt sich jedoch, so weit bekannt, sehr leicht umkehren, so dass wir ohne Fehler die Betrachtung dieser Organe hier an dieser Stelle einschliessen können.

Die horizontalen oberirdischen Sprossorgane haben keine räumlich abgegrenzte sensible Zone an ihrer fortwachsenden Spitze, sondern hier fällt die motorische Zone mit der sensiblen zusammen. Das krümmend thätige und geotropisch sensible Organ ist hier das Rindenparenchym, und es gelten hier für die Verhältnisse der Reizaufnahme dieselben Grundzüge, welche für die negativ geotropen Sprosse darzulegen sein werden. Ohne dieser Darlegung vorzugreifen, will ich bemerken, dass es in solchen Organen der radial gerichtete Druck der Rindenzellreihen aufeinander ist, welcher die geotropische Wahrnehmung vermittelt.

Die Versuche von Sachs[1]) über die Einwirkung starker Fliehkraft auf die Richtung von Seitenwurzeln, und die Erfahrungen Stahl's[2]) bezüglich der Wirkung von Licht und Wärme auf den Geotropismus verschiedener horizontal gerichteter Organe haben bekanntlich erwiesen, dass durch die genannten Einflüsse die geotropische Reaction der betreffenden Pflanzenorgane sich ändert, indem eine mehr weniger intensive Grenzwinkelverkleinerung mit zunehmender Lichtstärke, Fliehkraftgrösse, Temperatur eintritt. Es wird demnach durch diese Factoren der Geotropismus, die Reizstimmung geändert und dieselbe nähert sich mit wachsender Intensität des Stimmung ändernden Einflusses mehr weniger stark dem Geotonus orthotroper Wurzeln. Für die letzteren Organe ist überhaupt bislang keine Aenderung des normalen Geotonus bekannt geworden. Nur für die Geotaxis der grünen Flagellaten liegen gelungene Versuche über einen Umschlag negativ geotactischer Reaction in positive Bewegung vor[3]). Die Oltmanns'schen Versuche[4]) über den Phototropismus von Keimpflanzen lassen vermuthen, dass der allenfalls vorhandene geotropische Reizstimmungsumschlag für orthotrope Organe erst bei enorm hohen Centrifugalkräften eintritt. Unter diesen Verhältnissen könnten aber allerdings noch andere

---

1) J. Sachs, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. I, p. 608 (1874).

2) E. Stahl, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. II, p. 383 (1884). Schon früher hatte Goebel (Botan. Zeitung 1880, p. 790) einschlägige Beobachtungen publicirt.

3) Fr. Schwarz, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. II, p. 59—60 (1884).

4) F. Oltmanns, Flora 1892, p. 229; Flora 1897, p. 21.

unbeabsichtigte Reizwirkungen (z. B. durch den mechanischen Zug) in Erscheinung treten.

Der geotropische Stimmungswechsel plagiotroper Wurzeln durch Licht oder Wärme ist ein treffendes Beispiel für die Thatsache, dass ohne Aenderung im percipirenden Apparate von demselben physikalischen Reiz unter verschiedenen Versuchsbedingungen ein differenter Reizerfolg resultirt. Wichtig ist hierbei, dass die Lichtwirkung, wie ich zuerst gezeigt habe[1]) gleichfalls von der Wurzelspitze, wahrgenommen wird, dass also die Krümmungszone, der motorische Apparat bei diesem Vorgang unbetheiligt ist.

Der alterirte Theil des Reflexvorganges, die Art und Weise der Umsetzung der Erregung im sensiblen Organ in die Reaction, liegt daher gleichfalls in der Wurzelspitze. Ein Bild dieser Erscheinung giebt das Verschieben der Walze an einer Spieldose, wodurch ein anderes Musikstück zum Ertönen gebracht wird, ohne dass sich die Vertheilung der Stahlspitzen auf der Walze ändert oder die tonerzeugende Stahlzinkenreihe beeinflusst wird. Eine ganz homologe Erscheinung ist es natürlich, wenn eine bestimmte Sinneswahrnehmung bei einem menschlichen Individuum bei normaler Sinnesfunction einmal motorische Aeusserungen der Unlust, das anderemal Lustäusserungen hervorruft; diesmal wissen wir ganz genau, dass die Ursache der Reactionsvariabilität in bestimmten Zuständen des nervösen Centralorganes liegt. Consequenter Weise werden wir auch eine Wurzelspitze nicht nur für das blosse wahrnehmende Sinnesorgan für den Gravitationsreiz halten, sondern es ist sicher, dass auch die weiteren Glieder des Reflexvorganges bis zum Eintritt motorischer Thätigkeit in der Wurzelspitze verlaufen, mit anderen Worten, dass die Wurzelspitze thatsächlich conform Darwin's Meinung dem Gehirn niederer Thiere homolog functionirt, wie ich bereits oben hervorgehoben habe.

Wenn wir einen Vergleich ziehen zwischen dem Grade der Grenzwinkelverkleinerung und der Intensität des Stimmung ändernden Factors, so ist zu constatiren, dass die ausgelöste Wirkung sehr langsam mit dem bezüglichen Factor wächst und bald ein Maximum erreicht, über welches hinaus keine Steigerung mehr erfolgt. Dies konnte ich für die Lichtwirkung und Centrifugalkraftwirkung bei Seitenwurzeln sicherstellen.

---

1) Richtungsursachen der Seitenwurzeln etc., p. 50 (1895).



Ich glaubte in einer früheren Arbeit annehmen zu müssen, dass den Seitenwurzeln und horizontalen Rhizomen ein combinirter Geotropismus zukomme, welcher sich aus positiv und transversalgeotropischen Eigenschaften constituire. Wenn ich auch heute eine andere Auffassung vorziehe, so muss ich doch betonen, dass dennoch in meiner früheren Theorie die richtige Erkenntniss der Thatsache zuerst ausgesprochen liegt, dass in vieler Hinsicht die schräg abwärts gerichteten Seitenwurzeln und horizontalen Rhizome in ihren geotropischen Eigenschaften mit orthotropen Wurzeln übereinstimmen, in anderer Hinsicht hingegen wieder scharf different sind. Dieser Umstand tritt auf das deutlichste zu Tage, wenn man ein horizontales Rhizom in geotropischer Beziehung mit einem oberirdischen horizontalen Ausläufer vergleicht, Organe, welche äusserlich dieselbe Gleichgewichtslage haben, und doch so sehr geotropisch differiren in Bezug auf ihre maximale Reizlage und ihr Verhalten gegen Beleuchtungswechsel.

Als irrthümlich hat sich durch neue Untersuchungen und Ueberlegungen meine Deutung des „Abkrümmungsversuches“ (l. c., p. 14) herausgestellt. Bei phototropischer Reizung von Keimlingen in der phototropischen Grenzwinkelstellung beruht die anfänglich zu beobachtende geotropische Aufkrümmung thatsächlich auf einer stärkeren geotropischen Reizung in dieser Lage, welche die der Neigung entsprechende schwache phototropische Reizung in Bezug auf Reactionszeitkürze übertrifft. Stellt man jedoch Nebenwurzeln in ihren geotropischen Grenzwinkel ein, nachdem man sie vorher auf dem Klinostaten gehalten hatte, so geschieht es leicht, dass man den Grenzwinkel um eine Spur zu gross nimmt, was bei der hohen Empfindlichkeit der Seitenwurzeln eine Krümmung erzeugt, welche sich später ausgleicht. Es ist somit nicht nothwendig aus dem Ausfall dieser Versuche abzuleiten, dass die Plagiotropie der Seitenwurzeln als resultirende Stellung aufzufassen sei.

Die von mir weiterhin festgestellte Thatsache, dass Seitenwurzeln in Lagen der oberen und unteren Quadranten, welche um den gleichen Winkel von der Horizontalen entfernt sind, ungleich stark, und zwar in den oberen viel intensiver geotropisch gereizt werden, wurde in dieser Arbeit behandelt. Auch die Versuche mit rhythmischer geotropischer Reizung gehören hierher (l. c., p. 20). Aus diesen verschiedenen Versuchen habe ich übrigens niemals hauptsächlich auf combinirten Geotropismus der Seitenwurzeln den Schluss gezogen.

Es steht somit nichts im Wege, einem Diageotropismus der Seitenwurzeln und horizontalen Rhizome das Wort zu reden, und es ist im Interesse unserer Kenntnisse eine erfreuliche Uebereinstimmung, wenn Noll[1]) jüngster Zeit dieselbe Ansicht allem Anscheine nach acceptirt hat, und wieder einmal verschiedene Irrwege der Forschung ein gemeinsames Ziel erreicht haben.

Capitel IV.

Geotropisch reizbare orthotrope Sprosstheile ohne localisirte sensible Zone.

Während es bei Wurzeln die Regel ist, dass sich die Sensibilität auf den vordersten Theil der Gewebe in der Nähe der Vegetationsspitze beschränkt, ist es bei Sprossen und Stengelorganen gar nicht selten, dass die ganze Zone, welche sich an der Ausführung der Reizreaction betheiligt, auch reizempfindlich ist, so dass wir von keiner äusserlich getrennten sensiblen Zone sprechen können. Beispiele hierfür sind die oft untersuchten Sprosse von *Hippuris*, die Hypokotyle von Keimlingen von *Helianthus annuus*, *Beta vulgaris*. Für die Keimpflanzen sind jedoch Fälle nicht selten, welche Uebergangsstufen zur räumlich getrennten Sensibilität bilden. Hierher gehört die Keimscheide von *Phalaris canariensis* und *Avena sativa*, welche von Darwin[2]) und Rothert[3]) studirt worden sind.

Für manche Sprosstheile ist es leicht bestimmbar, welches Gewebe das geotropisch active ist, und es ist diese Frage mehrfach untersucht worden. Obwohl es nicht an Fällen fehlt, in welchen das Markparenchym direct reizbar und actionsfähig ist, so dass isolirte Markprismen sich negativ geotropisch aufwärts krümmen, so scheint es doch die Regel zu sein, (für bestimmte Kategorien von Achsenorganen wohl ausnahmslos) dass das Rindenparenchym sowohl den geotropischen Reiz wahrnimmt, als auch auf denselben reagirt. Für Sonnenblumenkeimlinge ist es leicht zu zeigen, dass man alle Gewebe ohne Eliminirung des Geotropismus entfernen kann, mit Ausnahme des Rindenparenchyms, und das Gleiche gilt

1) Sinnesleben der Pflanzen (1896), p. 86.

2) Bewegungsvermögen (1881), p. 402.

3) Ueber Heliotropismus. Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. 7, Heft I (1894), p. 189.

für viele, ja die meisten untersuchten Sprosse. Die Stengelknoten von *Tradescantia procumbens* und *Crassula spathulata* verhalten sich nach Barth[1]) eben abweichend, indem ihr isolirtes Mark geotropisch reizbar ist.

Das grüne Parenchym der Rinde hat bei den meisten Stengelorganen bekanntlich einen sehr gleichartigen Aufbau. Es besteht der allgemeinen Regel nach aus chlorophyllführenden, durch längsgestreckte dreikantige Zwischenzellräume geschiedenen kurzcylindrischen Zellen von annähernd gleicher Grösse, ziemlich genau in concentrische Kreise auf dem Querschnitte angeordnet. Die inneren und äusseren Rindenparenchymzellen stimmen in ihren morphologischen Eigenschaften vollkommen überein bei regulär gebauten Sprossen. Nur die armlaubigen assimilirenden Sprosse verhalten sich anders, indem dieselben die äusseren Rindenzelllagen als Palissadenparenchym ausgebildet haben, wodurch morphologische Differenzen zwischen den inneren und äusseren Lagen gesetzt werden. Es ist nun die Frage, mit welchen Mitteln die Aufnahme des geotropischen Reizes hergestellt wird. Möglich erscheint ja sowohl der Fall, dass jede Zelle für sich ein sensibles Organ bildet, als auch jener Fall, dass erst durch die Anordnung der an und für sich nicht sensiblen Zellen das geotropisch reizbare Organ hergestellt wird.

Die Entscheidung in dieser Frage sehe ich nun in höchst interessanten Versuchen von Sachs[2]), welche leicht ihre Bestätigung durch Wiederholung finden, und merkwürdiger Weise nicht viel beachtet worden sind. Ich citire deswegen die betreffende Stelle wörtlich:

„Wird aus einem nicht hohlen Dikotylenspross mit dickem Mark (z. B. *Senecio Doria*, *S. umbrosus*) eine Mittellamelle der Länge nach herausgeschnitten, indem man beiderseits das Holz symmetrisch abspaltet, so kann diese Mittellamelle in zweierlei Weise horizontal gelegt werden: a) so, dass die Schnittflächen selbst vertical liegen, b) so, dass sie horizontal liegen. In der Lage a)

---

1) Richard Barth, Die geotropischen Wachsthumskrümmungen der Knoten. Inaug.-Diss., Leipzig 1894, p. 37.

2) J. Sachs, Ueber Wachsthum und Geotropismus aufrechter Stengel. Flora 1874, No. 21 und Gesammelte Abhandlungen, Bd. II (1893), p. 960. Die citirte Stelle findet sich an letzterem Orte, p. 970. Leider hat Sachs die damals versprochene ausführliche Arbeit niemals veröffentlicht.

sind die verschiedenen Gewebe der Mittellamelle in verticaler Richtung nach dem Schema:

Rinde
Mark
Rinde

übereinander gelagert: in dieser Lage krümmt sich die Mittellamelle immer aufwärts. In der Lage b) dagegen liegen die Gewebeformen verschiedener Art horizontal nebeneinander nach dem Schema:

Rinde Mark Rinde.

Die Oberseite sowohl, wie die Unterseite der Lamelle wird der Hauptsache nach von den Schnittflächen des Markes eingenommen. In dieser Lage findet nicht selten keine geotropische Aufrichtung statt.

Wird aus der wachsenden Region eines nicht hohlen Sprosses ein Markprisma so herausgeschnitten, dass keinerlei fremdartige Gewebselemente daran haften, und dieses durch 5—10 Minuten langes Liegen in Wasser steif und turgescent gemacht, dann aber in feuchter Luft oder in Wasser horizontal gelegt (dass eine Ende befestigt, das andere frei), so tritt keine Aufwärtskrümmung ein."

Sachs stellte damals die gefundenen Thatsachen für sich hin, ohne weitere Schlüsse darauf aufzubauen. Von neueren Forschern hat sich meines Wissens Niemand weiter mit der Sache beschäftigt, obwohl sich auf Gruud dieser so einfachen und klaren Versuche des genialen Physiologen ein weiter Blick eröffnet auf die Vorgänge in geotropisch gereizten Sprossen. Die Wiederholung der Sachsschen Versuche führte mich zu demselben Resultate. Ein bequem zugängliches Object ist für diesen Zweck das Hypokotyl von *Helianthus annuus*, mit welchen ich auch hauptsächlich experimentirte. Sachs drückte sich bezüglich des Verhaltens der operirten Pflanzen bei horizontal gelegten Schnittflächen vorsichtig dahin aus, dass „nicht selten keine geotropische Aufrichtung stattfindet". Ich möchte dieses Verhältniss bestimmter dahin formuliren, dass die geotropische Aufrichtung in diesem Falle unterbleibt. Ausnahmen kommen allerdings bei einer grossen Zahl von Individuen vor, unvermeidlicher Versuchsfehler und individueller Differenzen halber. Allein das Versuchsresultat ist gewiss ähnlich zu beurtheilen wie etwa die Köpfungsversuche an Keimwurzeln, bei welchen es sich immer wieder herausstellt, dass einzelne Wurzeln trotz Decapitation sich geotropisch abwärts krümmen. Trotzdem aber wissen wir, dass die Wurzelspitze zweifellos allein den geotropischen Reiz percipirt.

Die Folgerungen, die man aus den Sachs'schen Experimenten an gespaltenen Sprossen ziehen kann, sind:

1. Das Mark allein vermag an diesen Sprossen den geotropischen Reiz nicht zu percipiren, wohl aber kann es sich an der Reaction betheiligen. Dies folgt direct aus der Thatsache des Nichtkrümmens isolirter Markprismen, und aus dem (ebenfalls in der citirten Sachs'schen Arbeit behandelten[1]) Krümmungsvermögen halbirter Sprosse, wobei das Mark oben oder unten, rechts oder links liegen kann, ohne dass ein Ausbleiben der Aufwärtskrümmung constatirt werden kann.

2. Während das Mark actionsfähig, jedoch nicht sensibel ist, ist die Rinde sensibel und actionsfähig. Dies ist den citirten Versuchen ohne Weiteres zu entnehmen. Ich füge noch auf Grund eigener Experimente hinzu, dass die Rinde allein das sensible Gewebe sein kann. Denn Entfernen der Epidermis, oder Ausbohren des Markes sammt Gefässbündelring hemmt nicht die geotropische Reizbarkeit, während sich alle übrigen Gewebe, mit Ausnahme der Rinde, isolirt nicht geotropisch krümmen.

   Theilweises Entfernen der Rinde, durch Abschälen der äussersten Rindenschichten in der ganzen Stengelperipherie hemmt die geotropische Reizbarkeit ebenfalls ganz beträchtlich, und bringt sie ganz zum Schwinden, wenn die Schälung bis etwa in die Mitte der Rinde geht.

3. Wenn wir das Rindenparenchym somit als das allein geotropisch sensible Gewebe des Sprosses erkannt haben, so müssen wir aus den Sachs'schen Spaltungsversuchen andererseits schliessen, dass die geotropische Sensibilität keine Eigenschaft ist, welche jeder Rindenzelle für sich zukommt, sondern sie muss bedingt sein durch das Zusammenwirken aller Rindenzellen welche an dem Spross vorhanden sind. Sonst wäre es nicht möglich, dass die Längsstreifen aus Sprossen gerade bleiben, wenn die beiden Schnittflächen horizontal liegen, und dass trotzdem derselbe Streifen sich geotropisch krümmt, wenn man ihn mit den Schnittflächen vertical legt.

---

1) l. c., p. 969 der Gesammelten Abhandlungen.

In der Actionsfähigkeit kann der Unterschied nicht liegen. Dies beweist der letztere Versuch, sowie die Thatsache, dass halbirte Sprosse mit der Markschnittfläche nach oben oder unten sich geotropisch krümmen. Wenn man ferner die unversehrten *Helianthus*-Keimlinge eine Stunde lang horizontal legt, und dann mediane Längsstreifen aus ihnen verfertigt, welche mit den Schnittflächen nach oben und unten gerichtet im feuchten Raume horizontal liegen bleiben, so krümmen sich die Streifen diesmal energisch geotropisch empor, zum Zeichen, dass eine vorher inducirte Action noch ausgeführt werden kann. Orientirt man die Schnittflächen vertical, so krümmt sich die Lamelle ebenfalls geotropisch nach der einen Seite hin. Somit kann die Differenz der beiden obengenannten Versuche nur in der geotropischen Sensibilität liegen, d. h. die Sprosse mit horizontalen Spaltungsflächen percipiren nicht. Wenn dies nun richtig ist, so genügt die Rinde in der betreffenden Lage nicht, um eine Perception herbeizuführen.

Am einfachsten ist die Erklärung dieser Experimente durch die Annahme zu geben, dass es der Druck der Rindenzellen aufeinander ist, welcher geotropisch reizend wirkt und welcher von den percipirenden Zellen wahrgenommen wird. Und zwar scheint es besonders auf den radialen Druck anzukommen, so dass ein tangentialer Druck nicht hinreicht, um eine Reizung zu verursachen. Dies dürfte wohl darauf beruhen, dass in radialer Richtung die Rindenzellen und der Druck derselben in der Gefässbündelzone ein Widerlager findet, welches in tangentialer Richtung natürlich fehlt.

Dass wirklich nur der radial gerichtete Druck, also der seitliche Druck, welchen die parallelen Zellschichten des Rindenparenchyms gegenseitig aufeinander ausüben, bei der Perception des geotropischen Reizes in Frage kommen kann, geht daraus hervor, dass auch orthotrope Sprosse in beiden Verticallagen nicht zu einer Krümmungsaction veranlasst werden und die beiden Lagen daher auch nicht unterscheiden. Es beweisen dies die früher von mir ausgeführten, bereits citirten Versuche an inverssenkrechten nutationslos fixirten (eingegipsten) Sprossen. Hier herrschen also dieselben Verhältnisse wie bei orthotropen Wurzeln von radiärem Bau.

Bei radiären Sprossen ist es für den Reactionsausfall gleichgültig, welche Flanke des Organs in der horizontalen Lage oder in irgend einem anderen Neigungswinkel nach oben und unten sieht. Es ist auch klar, dass allemal die Druckverhältnisse im Rindenparenchym der Ober- und Unterflanke zu einander inverse sind;

folglich kann es hier nicht auf die Richtung (vom oder zum Stammcentrum) ankommen bei der Wahrnehmung der Druckwirkung, sondern nur auf die relative Druckvertheilung zwischen inneren und äusseren Parenchymlagen. Dies gilt nur, insolange sämmtliche Rindenzellen morphologisch und physiologisch gleichartig sind, wie es thatsächlich in der Regel der Fall ist bei radiären Organen.

Die orthotropen radiären Sprosse sind demnach wie orthotrope Wurzeln gestimmt auf einen Seitendruck gleich Null zwischen den Zelllagen des sensiblen Organes, und reagiren diesem Geotonus entsprechend geotropisch, sobald der Seitendruck einen von Null verschiedenen Werth erhält.

Die Abhängigkeit des ausgelösten geotropischen Effectes von der Grösse des Neigungswinkels bei orthotropen Sprossen correspondirt nach meinen Untersuchungen vollständig mit den Verhältnissen an Wurzeln. Auch hier ist der Maximaleffect bei rund 135° Ablenkung von der verticalen Ruhelage erreicht.

Capitel V.

Die geotropisch reizbare Coleoptile des Gramineenkeimlings.

Bereits Ch. Darwin[1]) hatte beobachtet, dass sich die Keimscheiden von Graskeimlingen trotz ihrer ausgezeichnet localisirten phototropischen Spitzensensibilität in geotropischer Hinsicht von den meisten übrigen Keimpflanzen nicht unterscheiden. Eine Verdunkelung der Spitze in der Ausdehnung von 4 mm setzt hier die phototropische Sensibilität ungemein herab, wenn sie dieselbe auch nicht vollständig aufhebt, wie Darwin meinte, dessen Versuche von W. Rothert[2]) in klarer und umfassender Weise richtig gestellt worden sind. Man kann hingegen nach Darwin 5 mm Spitze abtragen, ohne dass die geotropische Empfindlichkeit erheblich vermindert wird; doch ist nach Rothert's Versuchen auch hier ein mehrstündiger Wundshock vorhanden[3]).

Obwohl demnach bei den Graskeimlingen von einer ausgeprägten Localisation der geotropischen Sensibilität auf den Spitzentheil der Keimscheide nicht die Rede sein kann, so spricht doch

1) Bewegungsvermögen (1881), p. 402.

2) W. Rothert, Ueber Heliotropismus. Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. VII, Heft 1 (1894).

3) Rothert, l. c., p. 198.

Verschiedenes dafür, dass nicht alle Zonen der Coleoptile gleichmässig sensibel sind, wie sie auch nicht alle gleichermassen reactionsfähig erscheinen. Man darf vielmehr annehmen, dass die Sensibilität gegen die Spitze hin von der Basis angefangen zunimmt, und zwar so, dass die obersten 5 mm relativ mehr reizaufnehmend als reactionsausübend sind, während die Ausführung der Reaction in den mittleren Partien des Organes als erste Function zu bezeichnen ist. Rothert[1]) hat sich bereits für die Berechtigung dieser Ansicht ausgesprochen, auf Grund der Wahrnehmung, dass im Verlaufe der geotropischen Krümmung in der langsam wachsenden Gipfelregion der Keimscheide früher oder mindestens gleichzeitig eine Reaction sichtbar wird, als in der rasch wachsenden und sehr reactionsfähigen Mittelzone. Für sich allein ist die Schlussfolgerung allerdings nicht einwurfsfrei, schon aus dem Grunde, weil bei derartigen geotropischen Reizvorgängen sehr wohl die Möglichkeit besteht, dass die Reaction hervorragend sensibler Theile in dem Zusammenwirken sämmtlicher Theile aus Gründen der Gemeinsamkeit der Action in den Hintergrund treten kann. Aber es giebt noch andere Experimente, welche für unsere Anschauung sprechen.

Man legt Keimlinge von *Avena* so lange horizontal, bis ihre Keimscheidenspitze eben deutlich aufgerichtet erscheint, und stellt sodann einen Theil der Keimlinge im Dunklen vertical aufrecht, während die anderen um 180° gedreht horizontal gelegt werden. An allen Keimlingen tritt eine geotropische Nachkrümmung im Sinne der stattgehabten Reizung ein; die Ausgleichung geschieht jedoch bei den verticalen Pflanzen rascher, als bei den horizontalen, offenbar weil sich bei letzteren die Spitze in einer günstigeren Reizposition befindet. Man kann aus dieser Beobachtung schliessen, dass die Reizung in der zweitertheilten Lage bei den verticalen Keimlingen stärker war, weil hier die Spitze horizontal lag; und dass bei den horizontalen Pflanzen die Reizung in der zweiten Stellung schwächer war, weil die Spitze anfangs abwärts gerichtet stand.

Eine zweite experimentelle Erfahrung legt den analogen Schluss auf eine vermehrte Sensibilität der Spitze nahe. Wenn man Keimlinge geotropisch reizt und dann die Spitze abschneidet, so krümmen sich die Pflanzen viel energischer geotropisch, als wenn man zuerst decapitirt und dann geotropisch reizt. Allerdings spielt hier der Umstand

---

1) l. c., p. 187.

mit, dass nach Entfernung der Spitze eine directe Läsion der Sensibilität eintritt, und es ist daher der Versuch für sich allein nicht einwandsfrei und hinreichend beweiskräftig.

Ich versuchte es ausserdem, die Gramineenkeimscheide mittelst der an Wurzeln bewährten Methode der Ablenkung der Spitze durch winklig gebogene Glasröhrchen auf ihre geotropischen Eigenschaften zu untersuchen. Die Resultate waren jedoch vermöge der geringen Plasticität des Gewebes keine günstigen, so dass ich die Versuche abbrach.

Nach den vorliegenden Erfahrungen ist also die ganze Spitze und Wachsthumsregion der Spitze mehr oder weniger sensibel. Die Sensibilität hat ihren Sitz im Parenchym, welches in drei bis vier Lagen kurztonnenförmiger dünnwandiger Zellen die Keimscheide erfüllt. Wie bereits Rothert[1]) bezüglich der phototropischen Sensibilität dargethan hat, dass man unbeschadet der Empfindlichkeit und Reizleitungsfähigkeit die beiden Leitbündelstränge der Coleoptile durchtrennen kann, so konnte ich die gleichen Erfolge bezüglich des Geotropismus erzielen. Auch Abziehen der Epidermis verhindert nicht die Aufnahme geotropischen Reizes. Es ist nach allem der parenchymatische Hohlcylinder, welcher geotropisch sensibel genannt werden muss.

Halbirt man eine Keimscheide median und prüft die Hälften auf ihre geotropische Reizbarkeit, so kann man constatiren, dass jederzeit eine Reaction nach Horizontallegung erfolgt, wie immer auch die Schnittfläche orientirt wird.

Wir können somit die Verhältnisse, welche die Grascoleoptile bezüglich der physikalischen Einwirkung der Schwerkraft auf das sensible Gewebe darbietet, direct der im dikotylen Stengel gebotenen Sachlage an die Seite stellen. Ohne eine Wiederholung der oben dargelegten Auffassung zu geben, können wir uns damit bescheiden, zu sagen, dass auch im sensiblen Coleoptilenparenchym der radial gerichtete Druck der Parenchymlagen die auslösende Ursache der geotropischen Reaction ist.

Capitel VI.

Plagiotrope geotropisch reizbare Sprosstheile und Blattorgane.

Der Einfluss der Gravitation und des Sonnenlichtes übt so häufige und so vielgestaltige Reizwirkung aus auf die oberirdischen

1) l. c., p. 63.

Theile des pflanzlichen Organismus, dass es äusserst schwer hält, Organe zu finden, welche nur auf einen dieser beiden Factoren in keinerlei Weise reagiren. Zumal da beide Reizursachen stets zusammenwirken, so liegen die Verhältnisse an Sprossen und Blättern viel complicirter, als an unterirdischen Theilen. Es ist augenfällig, dass das Licht entschieden viel tiefer greifenden Einfluss nimmt auf die seiner Einwirkung unterworfenen Organe als die Schwerkraft. Ferner wird es bei eingehenderem Studium klar, dass das vielfache Ineinandergreifen der durch Licht und Schwerkraft ausgelösten Erscheinungen sehr viel zur Complication und zur Erschwerung des Verständnisses und der hierzu nothwendigen Zergliederung in Einzelfactoren beiträgt.

Schon der eine Umstand, dass durch die Gewebsstructur ändernde Reizwirkung des einfallenden Sonnenlichtes die Bedingungen der geotropischen Reizaufnahme überaus intensiv beeinflusst werden müssen, lehrt uns, wie verwickelt hier die Dinge oft liegen. Die tiefeingreifende Wirkung des Lichtes äussert sich besonders darin, dass beleuchtete seitliche Organe, also solche, welche normal einseitigem Lichtzutritt unterworfen sind, und auf einen solchen gestimmt sind, regelmässig dorsiventral gebaut sind, während andererseits unterirdische im Dunklen lebende plagiotrope Organe nur ausnahmsweise, jedenfalls unverhältnissmässig seltener, durch den Einfluss der Schwerkraft eine ungleiche anatomische Structur der oberen und unteren Flanke erhalten. Wie durchgehend ausgeprägt dieses Verhältniss ist, zeigen uns die Luftwurzeln der Orchideen, welche sich vor den unterirdischen Wurzeln durch gar nicht selten auftretende Dorsiventralität, welche sich bei *Taeniophyllum* ganz besonders ausgebildet erweist, auszeichnen [1]).

a) Oberirdische Ausläufer (radiärplagiotrope Sprosse).

Ich habe bereits an anderer Stelle ausgeführt, dass wir uns zum Zwecke des Studiums des Diageotropismus an oberirdischen

1) E. de Janczewski, Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées. Ann. des sciences botaniques, T. II, Paris 1885 (Extrait). — J. Wiesner, Zur Physiologie von *Taeniophyllum Zollingeri*. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl., Bd. CVI, Abth. I, Februar 1897 (daselbst eine Abbildung dieser interessanten Pflanze). — Vergl. ferner Goebel, Organographie, I. Theil (1898), p. 78, 210—11. Bei *Angraecum fusciola* ist nach Goebel auch im Dunkeln Dorsiventralität der Luftwurzeln ausgebildet. Den Orchideenluftwurzeln ganz analog sind die Wurzeln der Podostemonaceen.

Organen zunächst an diageotrope Hauptachsen und Ausläufer wenden müssen, welche radiär gebaut sind oder wenigstens leichtere Grade von photogener Dorsiventralität aufweisen, als die Seitenachsen, obwohl es auch an Hauptachsen nicht an schweren Fällen von Dorsiventralität mangelt (z. B. *Pellionia*, *Pilea*). So kann man die am Boden diageotropisch hinkriechenden Schösslinge von *Rubus*-Arten direct parallelisiren mit den unterirdischen horizontalgeotropischen Organen. Für diese Organe habe ich dieselben Versuche ausgeführt, wie jene, welche bei der Besprechung der radiären orthotropen Sprosse ausführlich discutirt wurden, und zwar mit demselben Ergebniss, dass man hier das Rindenparenchym als das geotropisch sensible und active ansehen muss. Der Unterschied zwischen diesen *Rubus*-Schösslingen und den orthotropen Sprossen ist derselbe, wie jener zwischen Seitenwurzeln erster Ordnung, oder den Wandersprossen von *Adoxa* mit Hauptwurzeln.

Diese horizontal geotropischen Sprosse besitzen bei Belichtung und im Dunklen eine verschiedene geotropische Reizstimmung, analog den Seitenwurzeln, jedoch gerade entgegengesetzt und auch intensiver ausgeprägt. Es ist hier derselbe Einfluss auf Reflexcentrumsfunction wie bei den Wurzelorganen von Seiten des Lichtes und der Dunkelheit vorhanden, und der percipirte im Centrum ankommende geotropische Reiz lässt in beiden Fällen eine differente Saite des Reactionsvermögens erklingen. Ich möchte hinzusetzen, dass mit dem Postulate einer Reflexcentrumsfunction natürlich kein bestimmter Sitz derselben gefordert wird, sondern gerade so gut wie in einem Gewebe erst durch das Zusammenwirken der Einzelzellen die geotropische Sensibilität, die Aufnahme des Reizes, zu Stande kommt, so kann auch durch gemeinsame Thätigkeit aller Zellen die in Frage stehende Centralfunction zu Stande kommen, wenn wir auch derzeit noch nichts näheres über solche Vorgänge wissen. Jedenfalls ist aber bei Reflexvorgängen an Pflanzen Arbeitstheilung und functionelle Differenzirung kein absolutes Erforderniss, wie uns die Thatsache zeigt, dass das Rindenparenchym eines Sprosses gar nicht selten sämmtliche Theilbestandtheile der geotropischen Reflexfunction gleichmässig vertheilt nachweisen lässt. Unsere Vorstellungen sind eben den Erfahrungen an thierischen Wesen mit weitgehendster Arbeitstheilung so sehr angepasst, dass es mitunter einer Ueberlegung bedarf, ob man an durchaus centralisirt gebauten Organismen die Einzelfunctionen unterscheiden darf oder nicht.

An die betrachteten Fälle schliessen sich die geotropischen Verhältnisse an, welche wir an den horizontalen im Schlamme hinkriechenden Rhizomen von *Nuphar luteum*[1]) finden. Diese dorsiventralen Organe werden im Dunklen orthotrop und radiär, analog der Aufrichtung der Ausläufer. Auch an die kriechenden Stämme von *Caulerpa prolifera* ist hier zu denken, von denen F. Noll[2]) gezeigt hat, wie leicht ihre Dorsiventralität umkehrbar ist.

Es ist nun weiter von hohem theoretischen Interesse sich an die Fälle zu wenden, in welchen das Licht tiefergreifende, jedoch noch vorübergehende Structuränderungen und Reactionen erzeugt, und zu untersuchen, inwieweit hier das geotropische Verhalten modificirt erscheint. Sachs hatte mit seinem genialen Blicke sofort herausgefunden, dass es diese Fälle sind, welche uns weitergehende Aufklärungen über die Richtungsursachen plagiotroper Sprosse verschaffen können, und dem Neubegründer exacter pflanzenphysiologischer Forschung verdanken wir auch eingehende klassische Studien über derartige Objecte, welche uns die sichere Basis für ein Weiterschreiten liefern.

b) *Hedera Helix.*

Bezüglich der allgemeinen Verhältnisse dieser Organe sei auf die äusserst fesselnde Schilderung in der Sachs'schen Arbeit[3]) verwiesen. Es interessirt uns hier nur die Beeinflussung des Geotropismus durch die Beleuchtungswirkung. Die plagiotropen Epheusprosse dürfen als diageotropisch ohne Umstimmung durch Licht und Dunkel bezeichnet werden. Gegen einseitig einfallendes Licht reagiren sie einerseits negativ phototropisch, andererseits sowohl photonastisch als auch photoauxetisch[4]), wenn wir mit letzterem Ausdrucke die Entwickelung von Organen durch Beleuchtungsverhältnisse bedingt bezeichnen wollen und zwar hier speciell die Aus-

---

1) K. Goebel, Organographie der Pflanzen, I. Theil, p. 198 (1898).

2) F. Noll, Ueber den Einfluss der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. III, p. 473 (1888).

3) J. Sachs, Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. II, Heft 2 (1879), p. 257 ff.

4) Wie in einem der folgenden Capitel dargelegt werden wird, schlage ich vor, für die durch äusseren Reiz bedingte verschiedenartige Organentwickelung, in Anlehnung an A. Weisse [Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 13. Jahrg. (1895), p. 385], den Ausdruck „Auxesis" zu benützen. Für einseitiges Dickenwachsthum will ich den von Wiesner (ebenda, p. 481) zuerst gebrauchten Ausdruck „Trophie" benützen.

bildung der Haftwurzeln auf der Schattenseite. Das Licht erzeugt also die dorsiventrale Structur des Sprosses, welche sich in vermehrtem Wachsthum der Oberseite als Beleuchtungsnachwirkung im Dunklen (Photonastie), als dorsiventraler innerer anatomischer Aufbau und als Haftwurzelbildung an der Schattenseite (Photoauxesis) äussert. Die Schwerkraft ist an dem Zustandekommen der Dorsiventralität kaum betheiligt. Wenigstens war meine früher geäusserte Meinung[1]), dass auch Geonastie vorhanden sei, unrichtig, weil Epheusprosse im Dunklen in Flankenstellung schräg abwärts geneigt sich nur diageotropisch aufwärts krümmen, ohne seitliche Krümmung zu zeigen. Diese seitliche Krümmung im De Vries-schen Flankenstellungsversuch[2]) tritt nur dann ein, wenn der Spross kurz vorher beleuchtet worden war, kann somit nur Photonastie sein. Sachs hat mit hohem Scharfblick sofort erkannt, dass diese Reizbewegung kein negativer Phototropismus sein kann. Es lag gerade hier, da wir, wie Sachs constatirte, sämmtliche dorsiventrale Verhältnisse in kurzer Zeit umkehren können, die Versuchung nahe diese beiden Factoren nicht auseinander zu halten. Aber entscheidend ist hier der Umstand, dass der Spross in aufrechte Stellung gebracht und einseitig beleuchtet, sich so lange im Sinne der früheren Licht- und Schattenseite photonastisch krümmt, ohne Rücksicht auf die nunmehr herrschenden Lichtverhältnisse, bis durch die neue Reizung eine entsprechende Umkehr der Dorsiventralität hervorgerufen ist, welche sich nunmehr durch die eintretende negativ phototropische Krümmung ankündigt. Die Photonastie ist so zu sagen die fixirte Reactionsweise des negativen Phototropismus, welche dauernd auch unter neuen Lichtverhältnissen, selbst unter allseitig gleicher Beleuchtung erhalten bleibt, um erst nach einigen Wochen zu verschwinden.

Aus dieser kurzen Darlegung der obwaltenden Verhältnisse ist der Schluss zu ziehen, dass bei den plagiotropen *Hedera*-Sprossen der Geotropismus keinerlei Aenderung durch die photogenen Reizvorgänge erleidet, und wir haben hier den Fall vor uns, dass das Organ trotz complicirter durch das Licht hervorgerufener Reizungsprocesse gerade so sich gegen die Schwerkraft benimmt, als ob es ein radiäres im Dunklen lebendes Organ wäre. Der Fall des Durchkreuzens von Diageotropismus und Photonastie in ihren Reactionen

1) Richtungsursachen der Seitenwurzeln etc. (1895), p. 41.

2) Vergl. Czapek, Richtungsursachen der Seitenwurzeln (1895), p. 40.

ist selbstverständlich dabei ganz irrelevant. Die dorsiventralen Epheusprosse haben somit weder in der Function geotropischer Reizaufnahme, welche hier in der Rinde ihren Sitz hat, noch in dem Reflexcentrum noch in der Actionszone eine Beeinflussung durch das Licht erfahren, während die einseitige Beleuchtung andererseits directe Reizwirkungen in grosser Zahl ausgelöst hat.

Aehnliche Verhältnisse wie *Hedera* dürften noch viele kriechende und kletternde Stämme (besonders tropischer Pflanzen) darbieten, und es ist nothwendig, dass recht zahlreiche monographische Studien hier werkthätig eingreifen.

c) *Marchantia.*

Weitere Betrachtungen will ich anknüpfen an das klassische Beispiel des Thallus von *Marchantia polymorpha*, ein Organ welches durch mehrere ältere Arbeiten und aus neuerer Zeit besonders durch die Arbeiten von Pfeffer[1]) und Sachs[2]) ein sehr genaues Studium erfahren hat, so dass relativ wenige Einzelheiten zur Zeit an diesem Object noch Aufklärung verlangen. Die Thalluslappen der Marchantiaceen sind bekanntlich ganz ausgezeichnet dorsiventral gebaut in der Anordnung ihrer Athemhöhlen, ihres assimilatorischen Gewebes, ihres Chlorophyllgehaltes, der Ausbildung der Wurzeln und in der Configuration der Nervenstränge. Wie zuletzt Pfeffer eingehend gezeigt hat, entwickeln sich diese Thallome aus vollkommen dorsal und ventral gleichgebauten Brutkörpern, und es ist kein Zweifel, dass die später auftretende Dorsiventralität durch die Reizwirkung äusserer Factoren bedingt ist. Pfeffer konnte auch thatsächlich beweisen, dass es das Licht ist, welches die Orientirung der Dorsiventralität bezüglich Ober- und Unterseite entscheidet, und zwar genügt 1—2 Tage hindurch bestimmt gerichtete Beleuchtung, um für das ganze Leben der Pflanze die eine Seite zur Ober-, die andere zur Unterseite zu machen. Es ist demnach ausser Zweifel gestellt, dass die *Marchantia* photoauxetisch ist, d. h. ihre Organe durch die Beleuchtungsrichtung bestimmt entwickelt. Ich möchte auf Grund eigener Versuche hinzufügen, dass sich ausserdem Photonastie an *Marchantia* sicher-

1) W. Pfeffer, Symmetrie und specifische Wachsthumsursachen. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. I, Heft 1 (1871), p. 77. Daselbst die ältere Literatur behandelt.

2) J. Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. II, p. 229 (1879).

stellen lässt. Wenn man Brutkörper von *Marchantia* auf feuchtem Substrat am Lichte (im Dunklen entwickeln sie sich nie über die allerersten Stadien hinüber) auf dem Klinostaten auskeimen lässt, so entstehen im Laufe von 2—3 Monaten kleine schwächliche Pflänzchen, welche aus röhrig zusammengeschlossenen Thalluslappen bestehen, und rings Wurzeln tragen. Die Athemhöhlenbildungen fehlen. Wir müssen diese Thallome als radiäre Organe betrachten. Dieser interessante Versuch lässt sich leider nicht über 2—3 Monate hinaus fortsetzen, weil die Pflänzchen auf einer kleinen Anheftungsstelle senkrecht auf dem Substrate aufsitzend naturgemäss schlecht mit Wasser nnd mineralischen Nährsalzen versorgt werden, und auch die Befestigung eine mangelhafte ist. Es lässt sich aber doch erweisen, dass die Dorsiventralität auf dem Klinostaten nicht zu Stande kommt. Wenn man nun diese Pflänzchen einige Tage lang einseitiger Beleuchtung aussetzt, und hernach den Klinostaten von Neuem in Gang setzt, so krümmen sich die Thallusläppchen ganz deutlich, und zwar so, dass sie ihre Concavität in der früheren Richtung gegen die Lichtquelle aufweisen. Dies ist nun nicht etwa ein positiver oder transversaler Phototropismus. Wir können die Pflänzchen einer zweitmaligen einseitigen Beleuchtung beliebig unterwerfen, ohne dass die Richtung der erfolgenden Einkrümmung geändert wird. Folglich haben wir es mit einer photonastischen Krümmung zu thun. Rein zum Ausdrucke kommt diese Erscheinung jedoch nur auf dem Klinostaten, indem die *Marchantia* ausserdem noch diaphototropisch ist und ihre Oberseite stets senkrecht auf einseitig einfallendes Licht orientirt. Dies lässt sich ohne Weiteres constatiren durch geeignet angeordnete verschiedenfache Versuche, und es ist im Wesentlichen bereits von Sachs auseinandergesetzt worden, dass sich die Thalluslappen gegen Licht von genügender Intensität rechtwinklig stellen, während die Inflorescenzträger gegen das Licht positiv phototropisch reagiren. Es sei hier bemerkt, dass auch bei der häufig an kräftigen dem Substrat anliegenden Thalluslappen zu beobachtenden nach oben convexen Ausbreitung nicht allein die Photonastie, sondern auch der Diaphototropismus mitspielt, welcher möglichst viele Thalluspartien senkrecht zum einfallenden Lichte zu stellen strebt. Dies wird unter den Verhältnissen des natürlichen Standortes eher an einer Kugelschale, als an einer ebenen grösseren Fläche realisirt. Sachs verhehlte sich auch nicht, dass diese Richtungsverhältnisse unbedingt für die Annahme eines Diaphototropismus von *Marchantia*

sprechen[1]). Doch schien ihm die Erscheinung dagegen zu sprechen, dass etiolirte Thalluslappen, welche vertical aufwärtsstreben, sich gegen seitlich einfallendes Licht deutlich hinkrümmen, sobald die Unterseite beleuchtet wird. Sachs hielt diese Krümmung für eine positiv heliotropische. Dieser Versuch ist bereits mit ganz demselben Erfolge schon früher von Frank[2]) angestellt worden, von welchem Forscher ausserdem constatirt wurde, dass die Sprosse gerade bleiben, wenn das horizontal einfallende Licht die Oberseite der aufrechtstehenden Lappen trifft. Diese Ergebnisse sind, wie ich bestätigen kann, zutreffend, und ich möchte besonderes Gewicht darauf legen, dass in jedem Falle die Thalluslappen ihre Oberseite senkrecht zum Lichte zu stellen trachten, was übrigens schon Frank hervorhebt. In Folge dessen kann man diese Reaction nur als Diaphototropismus ansehen. Natürlich muss unter diesen Umständen die früher mehrfach geäusserte Meinung fallen, dass Ober- und Unterseite gegen Licht verschieden phototropisch reagiren. Wenn wir die Reactionen der *Marchantia* gegen Lichtreize zusammenfassen, so müssen wir sagen, dass das Licht eine bleibende, unveränderte Dorsiventralität (Photonastie, Photoauxesis) hervorruft und ausserdem Diaphototropismus vorhanden ist. Das Zusammentreffen dieser beiden Factoren bringt es mit sich, dass eine *Marchantia* gegen einseitige Beleuchtung anders reagirt als ein diaphototropisches Organ mit nicht fixirter Dorsiventralität, wie *Hedera* oder Prothallien von Farnen [Leitgeb][3]). Dies sehen wir sofort, wenn wir einen Thalluslappen von *Marchantia* von der Unterseite her auf dem Klinostaten einseitig beleuchten. Die Lappen biegen sich in energischem Bogen zurück, so lange, bis die morphologische Oberseite dem Lichte zugekehrt ist. Ein von unten her beleuchteter Epheuspross hingegen krümmt sich nach einiger Zeit vom Lichte weg und entwickelt Haftwurzeln an der früheren morphologischen Oberseite. Die *Marchantia* benimmt sich im Allgemeinen bereits ganz ähnlich wie Laubblätter höherer Pflanzen, nur mit dem Unterschiede, dass ich niemals eine Torsion an unterseits beleuchteten Marchantiaceen sah, und immer nur eine Rückkehr in die Ausgangsstellung durch Krümmung um 180° beobachten konnte. Die Reaction durch Photostrophismus fehlt demnach der *Marchantia*.

1) Sachs, l. c., p. 235.

2) A. B. Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen, Leipzig 1870, p. 68.

3) Flora 1877, p. 174; 1879, p. 317.

Jedoch ist ihr die Fähigkeit unter Umständen photogene Achsendrehungen auszuführen nicht durchaus abzusprechen, nachdem Frank[1]) an etiolirten Lappen, welche von dem Seitenrand her beleuchtet wurden, beobachtete, dass sie eine derartige Reaction mehr oder minder deutlich erkennen liessen.

Wie reagirt nun *Marchantia* gegen den Reiz der Schwerkraft? Man kann Brutkörner beliebig lange im Dunklen halten, ohne dass (soweit überhaupt Weiterentwickelung zu Stande kommt) durch die Schwerkraft dorsiventrale Structur bedingt wird. Man muss hierbei darauf sehen, dass beide Flanken der Brutknospe gleichmässiger Feuchtigkeit ausgesetzt werden, weil die Wurzelhaarbildung durch diesen Factor beeinflusst wird. Eine geogene Dorsiventralität aber giebt es bei *Marchantia* nicht. Auch die Dorsiventralität der etiolirten aufrechten Thalluslappen, wie sie sich an verdunkelten normalen Pflanzen ausbilden, ist nicht, wie ich früher irrig annahm, durch die Schwerkraft bedingt, sondern hängt genau von der früher stattgefundenen Belichtung ab, wie ich durch eingehende Versuche constatiren konnte. Es lassen schon diese Erfahrungen vermuthen, dass bei *Marchantia* eine Geonastie und Geoauxesis nicht vorliegt. Eine Bestätigung lässt sich geben durch Experimente an Pflanzen, welche am Lichte am Klinostaten erwuchsen und röhrenförmige, radiär gebaute Organe darstellen. Lässt man solche Pflanzen auf dem Klinostaten um eine verticale Achse rotiren, so dass zwar allseitig gleiche Beleuchtung erfolgt, geotropische Reizung jedoch nicht eliminirt erscheint, so krümmen sich nun die jungen Thallusläppchen, bis sie horizontal auf dem Substrate aufliegen. Sodann bilden sie sich zu normalen blattigen Thallomen aus. Die Krümmung ist natürlich anfänglich eine diageotropische, später tritt die Reizung durch einseitige Beleuchtung hinzu. Unwiderleglich wurde von Sachs der Diageotropismus von *Marchantia* durch Centrifugalversuche erwiesen. Es krümmen sich unter dem Einflusse stärkerer Fliehkraft alle Thalluslappen so, dass die morphologische Oberseite dem Rotationscentrum zugewendet wird, ohne Rücksicht auf die herrschende Einfallsrichtung des Lichtes.

Marchantia erleidet, wie die Aufrichtung etiolirter Thalluslappen zeigt, eine geotropische Umstimmung durch Licht und Dunkel. Sie reagirt im Lichte diageotropisch, im Dunklen hingegen negativ geotropisch, also ganz ähnlich wie die Ausläufer von *Rubus* und vieler anderer Pflanzen. Es ist klar, dass diese Reizstimmungsänderung

1) l. c., p. 68.

nicht in Beziehung zu bringen ist mit den Reizwirkungen, welche das Licht als directe Reizursache auf den *Marchantia*-Thallus entfaltet.

Wenn wir sehen, dass sich normale, blattartig entwickelte *Marchantia*-Thallome ebenso geotropisch verhalten, wie die radiären Klinostatenpflanzen, so können wir uns ohne Weiteres den Schluss erlauben, dass bei *Marchantia* die photogenen reflectorisch ausgelösten Processe keinerlei Einfluss nahmen auf die geotropische Reizbarkeit dieser Pflanze. Dieses Ergebniss ist theoretisch bedeutungsvoll, weil es darthut, wie wenig eine dorsiventrale Structur die Aufnahme des geotropischen Reizes, sowie den äusseren Verlauf der Reactionsvorgänge zu beeinflussen braucht. Thatsächlich sind die radiären Klinostatenpflanzen und die normalen Thalluslappen unter sonst gleichen Bedingungen, wie ich mich überzeugte, ganz gleich geotropisch sensibel, und sie bieten auch in Bezug auf Schnelligkeit der Reaction keine Differenzen.

Wenn *Marchantia*-Rasen stark geneigte Substratstellen überziehen, so kann man stets beobachten, dass sich die Thallusflächen ohne Rücksicht auf ihren Diageotropismus oft steil auf- und abwärts geneigt ausbreiten, nur auf das einfallende Licht senkrecht gerichtet. In diesen Verhältnissen kommt der Geotropismus gar nicht zum Ausdrucke. Sachs hat in genauer experimenteller Untersuchung diesen Sachverhalt ebenfalls festgestellt. Auch an den von der Oberseite her einseitig beleuchteten aufrechtstehenden etiolirten Thalluslappen können wir, wie schon erwähnt, feststellen, dass keine Krümmung auftritt, sondern der Thallus in der Verticalstellung verharrt. Indem wir nun zu dem Resultate gekommen sind, dass weder die geotropische Sensibilität noch die geotropischen Reactionsvorgänge der *Marchantia* von der einseitigen Beleuchtung in irgend einer Weise afficirt werden, bleibt nur die Annahme übrig, dass die in Thätigkeit gesetzten photogenen Actionsmittel viel kräftiger sind, als die geotropischen Reactionsvorgänge, so dass die letzteren überwunden werden und sich im resultirenden Effect nicht ausdrücken. Hervorzuheben ist, dass bezüglich des Zusammenwirkens von Geotropismus und Heliotropismus an orthotropen Organen ganz analoge Ergebnisse gelegentlich früherer Untersuchungen sich mir herausgestellt haben, auf welche letzteren ich hiermit zurückverweise[1]).

---

1) Ueber Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl., Bd. CIV, Abth. I, März 1895, p. 15—17 des Separatabdruckes.



Ich glaube in diesen Ausführungen die wesentlichsten Ursachen der Richtungsverhältnisse von *Marchantia* klar gestellt zu haben. Hinzuzufügen ist, dass wohl, wie bereits Sachs vermuthete, die thallösen Flechtenformen ganz analoge Verhältnisse darbieten, soweit man aus eingehenden Beobachtungen an den natürlichen Standorten dieser Gewächse schliessen darf. Ein sehr interessantes Vergleichsobject, welchem gleichfalls Sachs lebhafteste Aufmerksamkeit schenkte, ist das Moosprotonema, besonders von *Funaria hygrometrica*. Die Protonemafilze sind genau so wie *Marchantia* ausgezeichnet diaphototropisch. Wie der Umstand beweist, dass alle Seitenzweige in einer zur Lichteinfallsrichtung senkrechten Ebene entstehen und sich auch darin ausbreiten, kommt den Protonemafäden auch Photoauxesis zu, d. h. Einfluss der Beleuchtungsrichtung auf Entstehung und Ausbildung seitlicher Organe. Wie mir Centrifugalversuche zeigten, die ich bei Wiederholung der Sachs'schen Experimente ebenfalls anstellte, sind diese Protonemafilze entschieden diageotrop. Sie stellen sich wie *Marchantia* vertical auf die Rotationsebene. Bezüglich des Verhaltens der *Fissidens*-Stämmchen, welche ebenfalls in ihren Richtungsverhältnissen sich an die besprochenen Beispiele anschliessen, sei auf die Sachs'sche Arbeit verwiesen, da ich mit denselben nicht experimentirt habe[1]).

d) *Atropa Belladonna.*

Die beblätterten Seitenäste des Tollkirschenstrauches (ein gleichfalls bereits von Sachs[2]) in's Auge gefasstes Object) bieten uns der *Marchantia* verwandte Richtungsverhältnisse. Diese unveränderlich dorsiventralen Gebilde sind ebenso, wie etwa *Marchantia*, ausgeprägt diaphototrop, ausserdem photonastisch und (in Bezug auf die Structurbeeinflussung durch das Licht) photoauxetisch. Daneben hat aber auch die Schwerkraft als Richtungsursache hervorragenden Einfluss. Legt man *Atropa*-Zweige mit der Unterseite

---

1) Ueber die *Fissidens* nahestehende Form der *Schizostega osmundacea* berichtet neuestens K. Goebel [Organographie, I. Theil, p. 201—202 (1898)], dass es ihm gelungen sei, die Bilateralität durch Rotation auf dem Klinostaten in radiären Bau umzuwandeln. — Bezüglich Moose vergl. ferner R. Coesfeld, Botan. Zeitung 1892, p. 188 ff.; dem Autor gelang es durch Rotation auf dem Klinostaten die dorsiventrale Anordnung der Seitenäste von *Hylocomium splendens* in eine durchaus unregelmässige überzuführen.

2) Orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile (1879), l. c., p. 264.

nach oben im Dunklen horizontal, so tritt, wie schon Sachs gesehen, eine hakenförmige, höchst energische Krümmung der Zweigspitze ein, welche schliesslich an dieser fortwachsenden Zone die frühere Oberseite wieder an ihre Stelle bringt. Dies kann man beliebig oft wiederholen immer mit demselben Resultat, dass die morphologische Oberseite genau horizontal oder schwach geneigt nach oben kommt. Diese Bewegung orientirt demnach und ist nichts anderes als Diageotropismus. Sachs hat denselben von der photonastischen Krümmung im Vries'schen Flankenstellungsversuch nicht als verschieden erkannt. Der Versuch zeigt uns zugleich, dass die fixirte Dorsiventralität die Ursache sein muss, deren halber diese eigenthümliche Reaction erfolgt. Die photonastische Krümmung an *Atropa*-Zweigen ist nicht so kräftig wie der Diageotropismus. Dies sieht man bei Klinostatenversuchen im Licht oder Dunkel (Drehung um horizontale Achse), wobei die Krümmung auftritt, oder auch manchmal zweifelhaft ausgeprägt ist. Sie fehlt aber nicht ganz, wie ich früher annahm. Auch im Vries'schen Flankenstellungsversuch krümmt sich der Spross schliesslich so, dass die Oberseite hinaufsieht.

So wie *Atropa* verhalten sich manche andere dorsiventale Sprosse von Pflanzen aus den Familien der Urticaceen *(Pilea, Pellionia)*, Melastomaceen und Acanthaceen. Die specifischen Verschiedenheiten äussern sich besonders im Grade der Photonastie und der Fixirung der photogenen Dorsiventralität.

So krümmen sich *Pellionia Daveauana* oder *Pilea muscosa* sehr stark photonastisch auf dem Klinostaten, und ihre Dorsiventralität ist unabänderlich fixirt. Erwähnen will ich noch als ähnliche Vorkommnisse *Klugia Notoniana* (Wall.) DC. *(Gessneraceae)*, *Strobilanthes (Goldfussia) anisophyllus* (Wall.) T. And. *(Acanthaceae)*, *Centradenia inaequilateralis* (Schlecht. u. Cham.) G. Don *(Melastomataceae)*, *Tilia* und *Corchorus olitorius* L; *Selaginella*.

Eine andere Studie soll unter voller gleichmässiger Würdigung aller richtenden Factoren die diesbezüglichen Darlegungen bringen. Hier will ich bloss kurz auf diese der *Marchantia* im Ganzen ähnlichen Fälle hinweisen.

e) Dorsiventrale Coniferenzweige.

Durch eine Reihe interessanter Versuche hat uns bekanntlich Frank[1]) mit den eigenthümlichen Richtungsverhältnissen der seit-

1) A. B. Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen, Leipzig 1870, p. 22 ff.

lichen horizontal gerichteten Zweige von *Taxus*, *Picea*, *Tsuga canadensis* bekannt gemacht, und wir wissen hierdurch, dass die wachsenden Enden derselben, sowohl im Licht als im Dunkeln, aus beiden Verticallagen in ihre Horizontalstellung zurückkehren, dass sie belichtet oder verdunkelt sich um 180° drehen, sobald ihre Unterseite gewaltsam nach oben gekehrt wurde. Ferner hatte Frank gesehen, dass die durch Licht und Gravitation (übrigens in ungleichem relativem Maasse) erzeugte Dorsiventralität des Zweiges die Periode der Winterruhe nicht überdauert, indem die Winterknospen während des Austreibens eine beliebig gerichtete dorsiventrale Ausbildung erfahren können[1]) und im Gegensatz zu der in derselben Vegetationsperiode entwickelten Zweigregion keinen diesbezüglichen Einfluss von den rückwärts gelegenen Zweigpartien erleiden. Im Sommer benimmt sich also das fortwachsende Zweigende wie ein *Marchantia*-Thallus, beim Frühlingsaustrieb hingegen wie ein Farnprothallium. Diese Erfahrungen Frank's lassen den sicheren Schluss zu, dass diese Zweige diaphototrop, photoauxetisch und diageotrop-geoauxetisch sind. Der Anblick der schöngewölbten Verzweigungsflächen an horizontalen Aesten mancher freistehender, gut entwickelter Coniferen (z. B. *Abies Nordmanniana* und ähnliche Formen) legt den Gedanken nahe, dass auch Photonastie hier mit in's Spiel kommt. Der Diaphototropismus tritt mitunter sehr schön in dem Abwärtsneigen der Licht suchenden Verzweigungssysteme hervor, eine Erscheinung, die ganz analog ist dem Benehmen von *Marchantia*-Thallomen an abschüssigen Gehängen.

Die Dorsiventralität der Seitenzweige von *Taxus* und bei den Abietineen äussert sich, wie durch mehrfache Untersuchungen[2]) bekannt, nicht allein in der eigenartigen zweireihigen Anordnung der

---

1) Wie Kny (Botan. Zeitung 1873, p. 434) gezeigt hat, bleibt im ersten Jahre an den austreibenden Knospen umgekehrter Zweige von *Abies pectinata* ein Rest früherer Orientirung in Form der zwar verminderten, jedoch beibehaltenen Anisophyllie zurück. Erst im zweiten Jahre ist auch dieser Rest vollkommen verschwunden, und der Zweig zeigt ein vollständig der neuen Lage entsprechendes Verhalten, indem auch die Anisophyllie umgekehrt ist.

2) C. Schimper, Verh. d. 31. Versamml. deutscher Naturforscher u. Aerzte, Göttingen 1854. — W. Hofmeister, Allg. Morphologie (1868), p. 605. — L. Kny, Dickenwachsthum des Holzkörpers an beblätterten Sprossen. Sep.-Abdr. a. d. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde, Berlin 20. März 1877, p. 11; Botan. Zeitung 1877, p. 436. — Gelesnoff, Just's botan. Jahresber. 1874, p. 756. — Oertenblad, Botan. Jahresber. 1884, p. 24. — E. Mer, Compt. rend., T. CIV (1887), p. 376. — J. Wiesner, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1895, p. 481.



ihrer Anlage nach spiralig stehenden Blätter, sondern auch in dem Dickenwachsthum des Zweiges. Die Unterseite der Zweige hat einen mächtiger entwickelten Holzkörper, der auch andere Beschaffenheit („Rothholzbildung") zeigt, als die Oberseite. Auch an horizontal gelegten Hauptsprossen, die man an Aufrichtung behindert, lässt sich diese Dorsiventralität experimentell hervorrufen. Dieselbe ist wohl sowohl Photo-, als Geotrophie. Klinostatenversuche mit 3—4jährigen Exemplaren von *Abies pectinata*, welche vor dem Austreiben der Knospen im Frühjahr im Dunklen und bei Zimmertemperatur angestellt wurden, ergaben mir nach einer Reihe von Tagen Austreiben der Knospen und Bildung von jungen Seitentrieben ohne jede auffallende Dorsiventralität. Die Nadeln standen radiär geordnet und auch der Aufbau des jungen Triebes war radiär. Der gleiche Versuch im Frühsommer mit den entwickelten jungen Trieben angestellt, ergab im Einklange mit den Frank'schen Resultaten Fortsetzung der bisherigen Dorsiventralität.

Wenn man junge Triebe von *Taxus* oder *Picea excelsa* ihrer Nadeln beraubt, so reagiren sie ebenso, wie in normalem Zustande. Es ist demnach ausgeschlossen, dass die Blätter allein der reizpercipirende Theil sind, sondern es sind auch die Zweige für sich (höchstwahrscheinlich in ihrem grünen Rindengewebe und im Cambium) geotropisch sensibel, und das Gleiche dürfte bezüglich des Phototropismus gelten.

Die Cupressineen sind bezüglich der Richtungsverhältnisse ihrer Seitenäste gleichfalls von Frank[1]) studirt worden. Die Dorsiventralität der Zweigsysteme (die Erfahrungen beziehen sich auf *Thuja occidentalis*) ist hier im Wesentlichen photogen und Farnprothallien analog am neuen Zuwachs umkehrbar. Die Formen der Cupressineen zerfallen in zwei sehr auffällig geschiedene Reihen. Die einen zeichnen sich dadurch aus, dass ihre Zweigchensysteme, so wie die Seitenverzweigungen der Abietineen im Grossen, horizontale Flächen bilden. Repräsentanten hiervon sind *Thuja occidentalis*, *Thujopis dolabrata*, *Cupressus sempervirens*. Diese Zweige sind dorsiventral gebaut[2]) und verhalten sich bezüglich ihrer Richtungs-

1) A. B. Frank, Ueber den Einfluss des Lichtes auf den bilateralen Bau der symmetrischen Zweige der *Thuja occidentalis*. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. IX, p. 147 bis 191 (1873).

2) Hierüber und überhaupt über die Anatomie der Cupressineenzweige vergl. P. Klemm, Ueber den Bau der beblätterten Zweige der Cupressineen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVII, p. 499—541 (1886).

verhältnisse genau so wie die von Frank untersuchten Abietineen und *Taxus*. Davon habe auch ich mich durch das Experiment überzeugt, und es wäre das gleiche von diesen Organen zu sagen wie von den oben behandelten Coniferen. Eine zweite Gruppe von dorsiventralen Cupressineen aber sieht schon habituell ganz anders aus als die erstgenannten Formen, indem alle ihre Zweigchensysteme vertical aufrechtstehen. Hierher gehört bekanntlich z. B. *Thuja orientalis*, *Libocedrus decurrens*. Diese Zweige sind bifacial gebaut, nicht dorsiventral. Einen Diageotropismus konnte ich an diesen Organen nicht feststellen. Ihre Richtung ändert sich mit Verdunkelung nicht; kehrt man eine junge *Thuja* im Lichte oder in Dunkelheit mit ihrem Kübel um, so krümmen sich die Zweige mit ihren fortwachsenden Spitzen wieder in die frühere Verticalstellung zurück. Sie sind demnach als negativ geotropisch anzusehen. Schon die Beobachtung der Pflanzen im Freien lehrt, dass diese bifacialen Zweige in ihrer Richtung zu den Weltgegenden von der Beleuchtung beeinflusst werden. Gegen schwächeres Licht nehmen sie Flächenstellung ein (Diaphototropismus), directem Sonnenlichte aber wenden sie die Kanten der Zweige zu, so wie die bifacialen Leguminosen-Blätter.

Für die Profilstellung wird man am besten den Darwin'schen[1]) Terminus „Paraphototropismus“ gebrauchen als Bezeichnung der selbstständigen Reactionsform bifacialer Organe. Photonastie ist hier nicht vorhanden. Phototrophie, Photoauxesis fehlen naturgemäss. Somit sind die bifacialen Cupressineenzweige nur als negativ geotropisch und paraphototropisch zu bezeichnen. Für die Reaction gegen Licht ist der Ausdruck „—tropisch“ nicht unter allen Verhältnissen richtig, indem sehr oft die Einstellung durch Torsion erfolgt, und nicht durch Krümmung, ganz analog wie sich umgekehrte Tannenzweige durch geogene Torsion in die Normalstellung begeben.

f) Der Geotropismus der Laubblätter von Angiospermen.

Die bisher erörterten Fälle enthalten in ihrer Klarstellung den Schlüssel zum Verständniss der wesentlichsten Momente, welche bei der Beurtheilung der Richtungsverhältnisse der Laubblätter in Frage kommen. Neu hinzu treten aber die Thatsachen, dass sich

1) Bewegungsvermögen (1881), p. 357.

dorsiventrale Laubblätter, auf dem Klinostaten im Dunklen erzogen, einkrümmen, niemals gerade fortwachsen, und niemals dazu zu bringen sind, radiäre Organe zu werden. Wir brauchen nur auf die dorsiventralen Laubblätter einzugehen, indem die radiär und bifacial gebauten Laubblätter Sprosstheilen, beziehungsweise bifacialen Cupressineenzweigen gegenüber, keine Besonderheiten aufweisen.

Die Thatsache, dass auch solche Blätter krummlinig wachsen, welche auf dem Klinostaten im Dunkeln sich entwickelt haben, also keine Photonastie von früher her inducirt enthalten können und überdies radiären Stengeln entspringen, ist schon längere Zeit bekannt. Dass dem Lichte eine Rolle bei dieser Erscheinung zukommen könne, ist von vornherein ausgeschlossen. Es bleibt nur die Annahme zur Discussion, ob nicht trotz Klinostat, eine Gravitationswirkung darin zum Ausdruck kommt, eine Meinung, welche an F. Noll[1]) thatsächlich einen Vertreter gefunden hat, jedoch nicht unter hinreichenden Argumenten. Wenn der genannte Forscher aus seinen theoretischen Ueberlegungen über das „geotropische Reizfeld" dorsiventraler Organe schliesst, „dass man von dorsiventralen Organen am Klinostaten keinen Ausschluss geotropischer Krümmungen erwarten dürfe", so haben zahlreiche Experimente diese Ansicht direct widerlegt. Ich will nur an Coniferenseitenzweige, *Marchantia* und photonastische Sprosse erinnern. Ferner würde ein Eintreten geotropischer Reaction bei Laubblättern zur Voraussetzung haben, dass beide Seiten dieser Organe verschiedenartig geotropisch reagiren, was wir auf Grund der Versuche an *Marchantia* ablehnen müssen. Sachs[2]) war nicht ganz im Rechte, wenn er sich dahin aussprach, dass die langsame Rotation nur dann zur Vermeidung geotropischer Krümmung führe, wenn der betreffende Pflanzentheil allseits gleiche Reactionsfähigkeit besitzt. Wir wissen jetzt, dass es nur von Erfolgen oder Nichterfolgen geotropischer Wahrnehmung in den verschiedenen Lagen im Raume abhängt, wenn es sich um den Eintritt einer Reaction auf dem Klinostaten handelt, und der Fall eines auf verschiedenen Flanken verschiedengradig geotropisch sensiblen Organes ist eben nicht realisirbar, weil die Gravitation allenthalben angreift, und das Organ immer als ein Ganzes empfindet und reagirt. Die Klinostatendrehung wird bei

1) Flora 1893, p. 357. Heterogene Induction (1892), p. 12.

2) J. Sachs, Ueber Ausschliessung geotropischer und heliotropischer Krümmungen. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. II, Heft 2 (1879), p. 210.

geeigneter Geschwindigkeit bei jedem geotropisch reizbaren Organ, sei es, dass es mit seiner Längsachse parallel der Klinostatenachse, oder in einer auf diese senkrechten Ebene, oder in den zwischenliegenden Kegelmantelflächen rotirt, eine Wahrnehmung des Gravitationsreizes und eine diesbezügliche Reizreaction verhindern.

Die krummlinige Wachsthumsrichtung der Blätter im Dunklen auf dem Klinostaten ist also keine Reaction auf äussere Reizung, sondern eine durch die Eigenrichtung bedingte Erscheinung. Dieses autotropisch-krummlinige Wachsthum (Skolio-autotropismus) ist hier identisch mit dem sonst gebräuchlichen Ausdrucke „autonome Epinastie“, welcher von De Vries herrührt.

Ich erwähnte bereits, dass es nicht gelingt, die dorsiventrale Structur bei Laubblättern durch Anwendung des Klinostaten zu vernichten. Eine Andeutung zur Verminderung der Dorsiventralität ist vielleicht aber doch zu erblicken in dem Bestreben bei Blättern, welche sich auf dem Klinostaten rotirend entwickelten, die Blattränder einzurollen. Auch an etiolirten aufrechten Pflanzen ist dies bekanntlich im Vereine mit steilerer Aufrichtung der Lamina und des Stieles nicht selten zu sehen. Es würde dies darauf deuten, dass die Dorsiventralität vor Allem photogen ist bei den meisten Laubblättern. Wir sahen auch bei *Marchantia* das Radiärwerden durch Einrollung der Thalluslappen realisirt.

Bezüglich der Richtungsverhältnisse der Laubblätter gegen Gravitation und Beleuchtung kann ich mich kurz fassen, indem die Ansichten hierüber in den Untersuchungen der neueren Zeit allmählich klar geworden sind, und unsere Darlegungen an *Marchantia* und den Coniferenzweigen die hauptsächlichen Punkte ohnehin schon berührt haben.

Dass die Laubblätter ihre Flächen vertical zur Richtung der Gravitation zu stellen trachten, wurde zuerst sicher von Dutrochet[1]) durch Centrifugalversuche bewiesen, und neuerdings hat Vöchting[2]) in seiner äusserst klaren und treffenden Untersuchung über die

1) H. Dutrochet, Recherches anatom. et physiol. sur la structure intime des animaux et des végétaux, Paris 1824, p. 156—160; Mémoires pour servir à l'histoire anatom. et physiol. des végétaux et des animaux, Tome II (Paris 1837), p. 53—56. In historischer Hinsicht ist es interessant, wie Dutrochet in der ersten Arbeit den Gedanken entwickelt, dass die Oberseite des Blattes dem Stengel vergleichbar, die Unterseite der Wurzel vergleichbar geotropisch reagirt, eine Vorstellung, welcher bekanntlich Sachs in verwandter Weise Ausdruck verlieh, indem er sich plagiotrope Organe in nebeneinander stehende orthotrope Elemente zerlegt dachte.

2) H. Vöchting, Botan. Zeitung 1888, p. 549.

Richtungsursachen der Blätter darauf Bezug genommen. Die Laubblätter erleiden ganz allgemein eine Reizstimmungsänderung im Licht und Dunkel. Sie richten sich in der Regel bei längere Zeit andauernder Verdunkelung negativ geotropisch auf. Vielfach finden sich solche Bewegungen als Nyctitropismus erwähnt. Nachdem schon älteren Beobachtern [Bonnet][1]) aufgefallen war, dass Laubblätter sich rechtwinklig zum einfallenden Lichte stellen, war es bekanntlich nach Dutrochet's erwähnten Arbeiten erst Frank[2]), welcher sich mit der Sache näher beschäftigte, während De Vries[3]) in seiner gegen Frank gerichteten Publication den Einfluss des Lichtes auf die natürlich vorkommenden Blattrichtungen nicht in gebührendem Maasse gewürdigt hatte. Wiesner[4]) erkannte mit richtigem Blick den hervorragenden Einfluss der Beleuchtung auf die Lage der Blätter, drückte jedoch leider in seiner Vorstellung über das Zustandekommen der „fixen Lichtlage“ den bezüglichen Factor zu wenig aus. Krabbe[5]) war es sodann, welcher in einer Kritik der Anschauungen Wiesner's den Sachverhalt richtig stellte und sich auf Grund eigener Erfahrungen für einen Diaphototropismus aussprach. Gleichzeitig war Vöchting, wie schon früher Fr. Darwin[6]), auf noch besserer experimenteller Basis zu dem gleichen Resultate gekommen. Mit exacter Würdigung aller in Betracht kommenden Umstände haben zuletzt die ausgezeichneten Untersuchungen von Schwendener und Krabbe[7]) sich mit der Frage befasst und besonders den Nachweis geliefert, dass die Sensibilität der Laubblätter nicht nur photogene

---

1) C. Bonnet, Untersuchungen über den Nutzen der Blätter, übersetzt von J. Chr. Arnold, Nürnberg 1762, p. 46.

2) A. B. Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen, Leipzig 1870, p. 43—65.

3) H. de Vries, Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. I, Heft 2 (1872), p. 238.

4) J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen, II. Th. (1880), p. 41 ff. Sep.-Abdr. aus Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. 43; Botan. Zeitung 1884, p. 677 ff. — Vergl. auch W. Detmer, Botan. Zeitung 1882, p. 787.

5) G. Krabbe, Zur Kenntniss der fixen Lichtlage der Laubblätter. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XX, Heft 2 (1889), p. 211.

6) Fr. Darwin, On the Power possessed by Leaves of placing themselves at Right Angles to the Direction of Incident Light. Linnean Journal. Botany, Vol. XVIII, p. 420 (1880).

7) S. Schwendener und G. Krabbe, Untersuchungen über die Orientirungstorsionen der Blätter und Blüthen. Abh. d. kgl. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1892, p. 81.

Krümmung, sondern auch photogene Torsion als selbstständige Reactionsform bedingen könne. Die Klinostatenversuche mit von unten her beleuchteten Pflanzen (besonders von O. Schmidt[1]) verfolgt, freilich unrichtig commentirt) zeigen, dass sich die Blätter beliebig beider Reactionsformen bedienen können, wie es eben den jeweiligen Umständen besser entspricht. Wie ich mich an *Alstroemeria*-Blättern überzeugen konnte, ist auch die Schwerkraft im Stande, Torsionen [Geostrophismus][2]) auszulösen; Pflanzen, welche unter Lichtabschluss vertical abwärts gekehrt erhalten werden, drehen ihre Blätter in derselben Richtung weiter, in welcher die Blattbasen schon tordirt sind, wodurch die Oberseite (morphologische Unterseite) wieder nach oben zu stehen kommt, und die Blattbasis nun eine zweifache Torsion aufweist. Insofern weichen meine Resultate von jenen Schwendener's (l. c., p. 90) ab, was vielleicht durch den Umstand Erklärung findet, dass meine Versuchspflanzen höchst kräftig vegetirten[3]), während Schwendener selbst angiebt, dass sich sein Material in etwas krankhaftem Zustande befand.

Vielleicht ist in einigen bisherigen Untersuchungen nicht genügend die an Laubblättern unzweifelhaft vorhandene Photonastie berücksichtigt worden, welche sich in einem gesteigerten Wachsthum der Oberseite unter dem Einflusse des Lichtes äussert, und ohne Weiteres in einem Vergleich mit verdunkelten Pflanzen (aufrecht stehend, oder auf dem Klinostaten befindlich) hervortritt. Neben Diaphototropismus (beziehungsweise Photostrophismus) und photogener Dorsiventralität (Photoauxesis) ist auch die Photonastie als dritte Reactionsweise der Laubblätter gegen Beleuchtung namhaft zu machen. Von mehreren Autoren ist bereits der Umstand hervorgehoben worden, dass sich die Laubblätter unter dem Einflusse des Lichtes in der Regel so benehmen, als ob sie gar nicht geotropisch wären, also ähnlich wie manche phototropisch gereizte orthotrope Organe sich horizontal in die Lichtrichtung einstellen. Wir haben diesen Punkt wiederholt berührt und sind zu dem Ergebniss gekommen, dass hier die Endstellung auf einem Stärkersein

1) O. Schmidt, Das Zustandekommen der fixen Lichtlage blattartiger Organe durch Torsion. Inaug.-Diss. Berlin 1883.

2) Ich ziehe dieses Wort (in Anlehnung an Pfitzer, Morphol. Studien über die Orchideenblüthe, Heidelberg 1886) der vox hybrida „Geotortismus“, welche Schwendener und Krabbe gebrauchen, vor.

3) Ich verdankte die Pflanzen der Güte Herrn Hofrathes v. Kerner aus dem Wiener botanischen Universitätsgarten.

der die geotropischen Vorgänge kreuzenden photogenen Reaction beruht, und nicht etwa zurückzuführen ist auf eine Beeinflussung geotropischer Sensibilität oder Reizstimmung. Es ist dies etwas ganz anderes als z. B. die Richtungsänderung an beleuchteten Seitenwurzeln. Der Diageotropismus oder Diageostrophismus bleibt auch bei den Laubblättern ungeändert.

Für den Diaphototropismus der Malvenblätter hat Vöchting die Spreite als reizaufnehmendes Organ erkannt, während die Action in Gelenk und Stiel ausgeführt wird. Bezüglich des Diageotropismus weiss ich diesem Falle bisher keinen analogen zur Seite zu stellen. Vöchting selbst sah die ihrer Spreite beraubten Stiele der *Malva*-Blätter sich geotropisch krümmen, und diese sind also wie die Spreite sensibel. Wenn auch bisher der Blattstiel stets mit geotropisch sensibel sich erwiesen hat, so erscheint es dessenungeachtet nicht als ausgeschlossen, dass der Spreite ein mehr oder minder dirigirender Einfluss bei der Reactionsbewegung zukommt. Dies legt schon die Erscheinung nahe, dass das Ziel der Bewegung die plagiotrope Stellung der Spreite ist. So kommt es, dass z. B. bei *Tropaeolum* eine negativ geotropische Blattstielkrümmung die diageotropische Spreitenstellung hervorruft. Schneidet man die Lamina ab, so reagirt der Stiel für sich allein negativ geotropisch. Biegt man, während der Stiel genau vertical steht, durch geeignete Vorrichtungen (Halter aus leichtem Draht) die Lamina in einen spitzen Winkel zum Stiele um, so reagirt der Stiel auf diesen Eingriff durch eine derartige Krümmung, dass die Lamina wieder horizontal steht. Durch alle diese Versuche wird gezeigt, dass die Lamina von *Tropaeolum* zwar nicht der einzige geotropisch sensible Theil ist, jedoch gewiss derjenige, welcher am empfindlichsten ist, und durch seine Stellung den negativ geotropischen Blattstiel in seiner Reaction dirigirt. Aehnlich, jedoch nicht so ausgeprägt, sind die geotropischen Verhältnisse an den Blättern von *Pelargonium inquinans* und von mehreren untersuchten *Malva*-Arten. Eine gewisse Arbeitstheilung und Localisation ist daher auch für die geotropische Sensibilität und Action der Laubblätter nachweisbar.

Viel weitgehender sind die functionellen Differenzirungen entschieden beim Phototropismus der Laubblätter. Es sei unentschieden gelassen, wie viel bei dem häufig zu constatirenden Ausbleiben der phototropischen Reaction an Blattstielen, die ihrer Spreite beraubt sind, der Verwundung beizumessen ist und der Eliminirung der Spreitensensibilität. Ich überzeugte mich übrigens

mehrfach bei kleineren Blättern (*Linaria Cymbalaria*, *Glechoma hederacea*, *Viola odorata*) davon, dass nach Einhüllung der Lamina in Stanniol die phototropische Reaction ausbleibt. Am auffälligsten ist aber die Vertheilung der Sensibilität und Action dort, wo die diaphototropische Stellung durch eine Torsion des betreffenden Internodiums erzeugt wird, wie es bei *Cornus sanguinea* z. B. der Fall ist.

g) Allgemeines über den Geotropismus dorsiventraler Organe.

Zur Klarstellung der hier obwaltenden Momente bieten fixirt dorsiventral ausgebildete Seitensprosse von annähernd kreisförmiger Querschnittsform, wie sie weit verbreitet zu finden sind, den besten Ausgangspunkt. Bezüglich ihres Verhaltens in beiden Verticallagen und (insolange die natürliche Oberseite nach oben gewendet ist) auch in allen übrigen Neigungswinkeln bieten diese Organe keinerlei Differenzen gegenüber plagiotrop-radiären Pflanzentheilen mit entsprechendem geotropischen Grenzwinkel, wie die Versuche leicht ergeben, wie sie bei den Seitenwurzeln dargelegt wurden. Eine scharfe Differenz bietet jedoch das eigenthümliche Verhalten dorsiventraler Organe, auf eine Entfernung der natürlichen Ober- und Unterseite aus ihrer Stellung zur Lothlinie mit einer Krümmung oder Drehung zu antworten, welche die frühere Lage wieder herzustellen strebt.

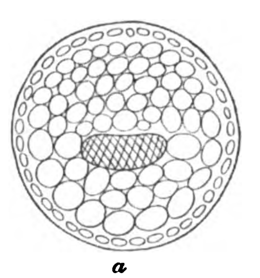


Fig. 6.
Schema dorsiventraler Ausbildung.
a Horizontaler Spross.

Ein radiär-plagiotroper Spross kann in der geotropischen Ruhelage um seine Längsachse beliebig gedreht werden, ohne dass eine geotropische Reizung erfolgt. Es ist klar, dass hier die Druckverhältnisse (der radialgerichtete Druck) während der ganzen Umdrehung sich nicht ändern. Das in Fig. 6*a* dargestellte Schema eines querdurchschnittenen dorsiventralen Sprosses wird uns alsbald zeigen, was für eine Differenz zwischen radiären und dorsiventralen Sprossen obwaltet. Bei radiären Sprossen ist an der natürlichen Ober- und Unterflanke die sensible Rinde ganz gleich gebaut, eine Differenz im radialen Druck also nicht vorhanden. Der dorsiventrale Spross hingegen besitzt an Ober- und Unterflanke eine

verschieden ausgebildete sensible Rinde, es werden daher auch die Verhältnisse des radialen Druckes an beiden Flanken verschieden sein. Wenn sich aber nun der Spross stets auf die bestimmte Orientirung von oberer und unterer Flanke einzustellen trachtet, so bedeutet dies nichts anderes, als dass er auf ein bestimmtes Verhältniss des radialen Druckes in der oberen und des Druckes in der unteren Flanke gestimmt ist. Diese Reizstimmung begründet das eigenthümliche Verhalten dorsiventraler Sprossorgane. Drehe ich das Organ in seinem Grenzwinkel um seine Längsachse um 90°, so sehen die gleichgebauten natürlichen Seitenflanken nach oben und unten; die frühere Stimmung ist der gleichen Druckverhältnisse wegen gestört, es wird Reaction ausgelöst. Diese vom Schema abgeleiteten Folgerungen sind thatsächlich auf realer Basis aufgebaut, indem bei plagiotrop-dorsiventralen Sprossen, soweit ich untersucht habe, das Rindenparenchym wie bei den radiären Organen sensibel ist, und die Dorsiventralität sich regelmässig in Schichtenzahl und Grösse der grünen Rindenzellen äussert, abgesehen von der häufigen dorsiventralen Vertheilung der Gefässbündel oder dem dorsiventralen Querschnitt eines Leitbündelverbandes.

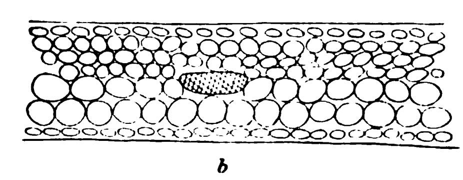


Fig. 6.
b Flaches blattartiges Organ.

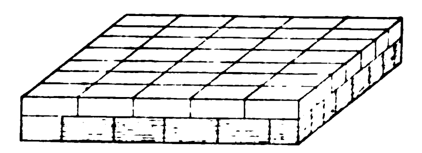


Fig. 7.
Schematische Darstellung der Verhältnisse beim Einrollen und Orthotropwerden dorsiventraler Organe.

Auf Grund dieser Ueberlegungen scheint es erlaubt weiter zu gehen und die Vorstellung auch auf blattartig (thallös) ausgebildete dorsiventrale Organe auszudehnen. Fig. 6*b* zeigt, dass man durch Flachdrücken des dorsiventralen runden Sprosses die analogen Verhältnisse des blattartigen Organes erzeugen kann, auf welches wir alle Betrachtungen hiermit zu übertragen vermögen.

Der als wirksame Reizursache thätige Radialdruck ist hier senkrecht zur Oberfläche angreifend zu denken. Wäre Ober- und

Unterseite gleich ausgebildet, d. h. das Organ bifacial, so würde eine Drehung um 180° keine Reaction auslösen; dieser Fall ist an jungen Brutknospen von *Marchantia* beispielsweise realisirt.

Fixirt dorsiventrale blattartige Gebilde haben in interessanter Weise die Befähigung orthotrop zu werden, ohne ihre dorsiventralen Eigenschaften zu verlieren. Dies geschieht durch Einrollung. Fig. 7 zeigt ohne Weiteres, wie dieser Process vor sich geht. Mit einem Schlage wird das Verhältniss zwischen Radialdruck der beiden Flanken ausgeschaltet, an dessen Stelle tritt dasselbe Verhältniss, welches der Radialdruck in orthotropen Stengeln innehält, und es ist sofort klar, dass das Organ sich nunmehr genau so benehmen wird wie ein orthotroper Stengel. Wie diese Erscheinungen sich berühren mit den Verhältnissen bifacial ausgebildeter Blätter, ist bei Sachs[1]) nachzusehen, dessen ausgezeichnete Darlegungen zuerst die Bedeutung des Einrollungs- und Faltungsvorganges fixirt dorsiventraler Gebilde in vollem Maasse gewürdigt haben.

h) Geotropismus bei Blüthentheilen.

Obwohl an den geotropisch reizbaren Theilen der Blüthen uns keine weiteren neuen Vorgänge, gegenüber den bereits besprochenen dorsiventralen Organen, entgegentreten, so sind die in Rede stehenden Pflanzentheile dennoch von hohem Interesse, weil an ihnen das weitgehende Zusammenarbeiten sämmtlicher zusammengehöriger Organe besonders schön hervortritt. Wenn sich an einen inverssenkrecht oder horizontal gestellten Blüthenstengel einer *Tulipa*, einer Umbellifere oder eines *Taraxacum* Krümmungsvorgänge durch Gravitation ausgelöst einstellen, so treten diese Reactionsvorgänge selbstredend nur an dem activen Organ, d. h. als negativ geotropische Krümmung zu Tage. Schneiden wir die Blüthe ab, so führt der Stiel sehr oft für sich dieselbe Krümmung aus, und dies kann uns in der allgemeinen Auffassung bestärken, dass es sich um einen negativen Geotropismus orthotroper Stengelorgane handelt. Allein so einfach ist die Sache nicht. Fixiren wir den Blüthenstengel z. B. bei einem *Heracleum*[2]) unbeweglich in seiner Reizstellung, so reagirt trotzdem der Blüthenstand geotropisch durch Krümmungen seiner

1) J. Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. II, Heft 2, p. 248 ff. (1879). — Vergl. auch Goebel, Organographie, I. Theil, p. 59 (1898).

2) Vergl. hierzu Noll, Ueber die normale Stellung zygomorpher Blüthen I. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. III (1885), p. 192.

Doldenhauptstrahlen. Fixiren wir auch diese, so krümmen sich die Döldchenstrahlen, alles Reactionen, welche an freihorizontalen Pflanzen niemals auftreten. Ja, ist durch Fixirung jede Krümmung des Stieles unmöglich gemacht, so kann man nicht selten sogar an den Blumenblättern die Wiedereinstellung in die horizontal ausgebreitete Lage bemerken, z. B. an den Randblüthen von *Heracleum*, den Zungenblüthen von *Bellis perennis*. Diese Thatsachen zeigen, wie hoch die Vertheilung von Sensibilität und Action bei diesen radiär gebauten Blüthen und Blüthenständen ausgebildet ist, und dass wir thatsächlich dem Diageotropismus der Blüthentheile eine richteude Wirkung, welche sich bis auf den Blüthenstiel erstreckt, zuschreiben müssen. Die Stielkrümmung kann demnach, ausser einer durch locale Sensibilität bedingten negativ geotropischen Action, auch eine Theilerscheinung des Diageotropismus der Blüthe oder des Blüthenstandes sein. Beachtenswerth ist das Zusammenfallen derartiger Befunde mit Blüthenständen, welche auch morphologisch ein differenzirtes Ganzes bilden, wie die Umbelliferen und Compositen zeigen.

Kommt es bei diesen radiären Organen darauf an, eine Flächenstellung senkrecht zur Lothlinie einzunehmen, so stellen sich andererseits dorsiventrale (zygomorphe) Blüthen bekanntlich durch geogene und photogene Reactionsbewegungen mit ihrer Symmetrieebene, so weit es sich nicht um den seltenen Fall einer queren Blüthensymmetrie *(Fumariaceae)* handelt, in die Lotlinie ein, während zugleich immer eine Wendung der Blüthe nach aussen zu erfolgt. Den schönen Untersuchungen von Schwendener[1]) und Krabbe verdanken wir die Klarstellung dieser Verhältnisse, nachdem zuvor besonders F. Noll[2]) in einer verdienstvollen Arbeit eine grosse Zahl einschlägiger Beobachtungen zusammengestellt hatte, ohne jedoch noch in mancher Hinsicht das zutreffende Urtheil in den Hauptfragen auszusprechen. In den geotropischen Bewegungen der in Rede stehenden Organe, z. B. der viel studirten *Aconitum*- und *Delphinium*-Blüthen vereinigt sich in interessantester Weise die Reaction der Blüthenhüllen mit der Reaction des dorsi-

1) S. Schwendener und G. Krabbe, Untersuchungen über die Orientirungstorsionen der Blätter und Blüthen. Aus den Abhandl. d. kgl. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin vom Jahre 1892.

2) F. Noll, Ueber die normale Stellung zygomorpher Blüthen und ihre Orientirungsbewegungen zur Erreichung derselben, II Theile. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. III, Heft 2, p. 189 (1885); Heft III (1888), p. 315.

ventralen Blüthenstiels. Schwendener und Krabbe haben den Verlauf der geotropischen Reaction an inversen Pflanzen äusserst treffend beschrieben, und mit Recht scharf hervorgehoben, wie zuerst die geotropische Krümmung der Blüthenstiele die Blüthen in eine normal verticale, jedoch einwärts gerichtete Lage bringt, dann aber mit einem Male die Torsion unter der Blüthe einsetzend die Auswärtsdrehung vermittelt. Beide Reactionen sind geogen, wie ihr Stattfinden im Dunklen und ihr Ausbleiben auf dem Klinostaten erweist. Die Versuche Schwendener's haben aber andererseits den wichtigen Beweis erbracht, dass die Torsion, auch unabhängig von dem Stattfinden der Krümmung, in jeder Neigungslage erfolgen kann. Dies ist auch ohne Weiteres verständlich, wenn man bedenkt, dass der Stiel als dorsiventrales Organ die Fähigkeit besitzt, seine morphologische Oberseite nach oben hin zu orientiren. Kann eine Krümmung frei erfolgen, so sucht der Blüthenstiel ausserdem durch Aufwärtskrümmung seine normale plagiotrope Stellung zu erreichen. Es combiniren sich daher Drehung und Krümmung bei der Erreichung der diageotropischen Gleichgewichtslage, wobei die Blüthe ihre normale Orientirung erreicht.

Den Versuchen Noll's und Schwendener's sei noch hinzugefügt, dass der Stiel nach Abschneiden der Blüthe bei *Aconitum Napellus* gleichfalls in der geschilderten Weise reagirt. Die Sensibilität des Blüthenstieles wird jedoch bereits dadurch bewiesen, dass die aufwärts — aber einwärts gekrümmten Blüthenstiele der invers senkrechten Pflanzen die bereits zur Lothlinie normal gerichteten Blüthen nach aussen drehen; hier kann von der Blüthe aus naturgemäss kein Reactionsimpuls erfolgen, weil sie schon in der Gleichgewichtslage steht.

Schwendener bemerkt mit Recht, dass der Geostrophismus der Blüthenstiele der genannten Pflanzen nicht als Theilerscheinung des transversalen oder longitudinalen Geotropismus aufgefasst werden könne. Dabei bleibt es jedoch unbenommen, von einer diageotropen Gleichgewichtslage dorsiventraler Organe zu sprechen, welche sowohl durch Krümmung als Torsion angestrebt wird, weil man mit diesem Ausdrucke nur generell die Orientirung im Raume, nicht aber die angewendeten Reactionsmittel bezeichnet.

Für *Viola*-Arten aus der *Tricolor*-Gruppe hat Schwendener den Beweis erbracht, dass die Blüthen ihre diaphototropische Stellung durch photogene Torsion des Stieles erreichen, also photostrophisch reagiren. Auf dem Klinostaten kann man sich davon

überzeugen, dass die Stiele der Blüthen von *Aconitum*, *Dictamnus*, *Delphinium* skolioautotropisch sind, indem sie sich stark einkrümmen. Dies ist aber kein Geotropismus, wie Noll annahm. Beistimmen kann ich auch nicht dem Schlusse, welchen Noll[1]) aus den Erscheinungen zieht, welche er bei inverser Fixirung abgeschnittener *Aconitum*-Blüthen beobachtete, deren Stiel frei gelassen war. Wir haben es hier vielmehr mit geotropischen Krümmungen zu thun, etwa jenen vergleichbar, welche an invers senkrechten Keimwurzeln bei fixirter Spitze eintreten.

Dass die Einseitswendigkeit mancher Blüthenstände (*Digitalis*, *Pentastemon*, *Odontites*, *Gladiolus*) nicht immer durch Phototropismus bestimmt wird, hat bereits Noll gezeigt und zugleich dargethan, dass wir es hier bei dem verbreiteten Abwärtskrümmen der Blüthenstiele mit einer geotropischen Erscheinung zu thun haben, welche man immerhin als positiven Geotropismus bezeichnen kann. Der Geostrophismus an den Blüthen der bei uns einheimischen Orchideen (Drehung des Fruchtknotens), sowie bei den Lobeliaceen und anderen Pflanzen ist hingegen vielleicht eine Parallelerscheinung zu den Vorgängen an den *Alstroemeria*-Blättern, wobei eine der Anlage inverse Stellung angestrebt wird.

Vierter Abschnitt.

Einige allgemeine Punkte über geotropische Reizbarkeit.

Nach der in dieser Arbeit niedergelegten Ansicht fassen wir die Fähigkeit den Gravitationsreiz wahrzunehmen bei diesbezüglich sensiblen Elementen nicht anders auf, als ob die sensiblen Zellen ringsum mit einer druckempfindlichen Protoplasmaschichte ausgekleidet wären, welche den Druck der Nachbarelemente von allen Seiten her wahrnimmt und ihre verschiedenen Stellen bezüglich des auf sie ausgeübten Druckes gleichsam untereinander vergleicht. So ist jede Zelle über ihren Druckzustand orientirt, und sie vermag, sobald ihr normaler Druckzustand, auf welchen sie eingestellt ist, einem abnormen gewichen ist, durch reflectorische Erweckung anderweitiger Thätigkeiten den geotropischen Reizvorgang einzuleiten, mittelst welches sie schliesslich in die früheren Verhältnisse zurückkommt. Der „geotropische Sinn“ der Pflanzen wäre somit am

1) F. Noll, Flora 1893, p. 361.



ehesten einer Art Drucksinn thierischer Organismen zu vergleichen, welcher bei vegetabilischen Organismen die ökologische Bedeutung hat, eine Orientirung im Raume zu erreichen. Die thierische Physiologie lehrt, dass auch dieser Punkt dem menschlichen und animalischen Organismus nicht fremd ist. Wir wissen, dass bei dem orientirenden Bewusstsein von der Lage unserer Körpertheile im Raume die Bewegungsempfindungen eine grosse Rolle spielen, insofern wir uns durch active oder passive Lageveränderungen, und dann gewiss durch Druckempfindungen verschiedener Art an den einzelnen Extremitätentheilen eine Vorstellung der jeweiligen Lage der Gliedmassen verschaffen. Wesentlich anders liegen die Dinge bei der geotropisch sensiblen Pflanze auch nicht, wenn wir auch kein differenzirtes Sinnesorgan für Geotropismus kennen, und die Vorgänge sich in ganzen Zellcomplexen neben anderen Functionen ohne räumliche Scheidung abspielen. Ja selbst innerhalb einer Zellhöhlung kann das Lagebewusstsein im sensiblen Protoplasma für sich allein wachgerufen werden, wie das Beispiel der Siphoneen und Zygomyceten erweist. Hier kann die Sache nicht anders liegen, als dass die einzelnen Protoplasmatheile untereinander ihre gegenseitige Lage unterscheiden und sich danach orientiren.

Im Allgemeinen dürfte bei allen diesen Vorgängen der unbeweglichen Hautschichte des Zellprotoplasmas die hervorragendste Rolle zufallen, eine Meinung, welche bereits F. Noll[1]) geäussert hat, ein Forscher, welcher auch in Anbetracht der vermuthlichen Function den Namen „Hautsinnesschicht“ in Vorschlag gebracht hat. Diese Anschauung erscheint sehr plausibel, wenn man überlegt, dass z. B. in einem *Caulerpa*-Körper das innere Protoplasma in regem Strömen begriffen ist, die Protoplasmatheilchen also bald in den Blättern, bald in den Haftwurzeln sich befinden, und trotzdem alle Theile der Pflanze ihre gesetzmässige Orientirung zur Lothlinie stets beibehalten. Es drängt sich hier von selbst die Vermuthung auf, dass nur in den ruhenden Hautpartien des Protoplasmas die geotropische Wahrnehmung ihren Sitz habe.

Wenn in höheren Pflanzen das Protoplasma in Partien getheilt, in dem Kammerwerk der Zellen seine Functionen ausübt, so sind wir berechtigt, in der Hautschicht jeder sensiblen Zelle das geo-

1) F. Noll, Beitrag zur Kenntniss der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, III. Bd., Heft 4, p. 532 (1888). Naturwissenschaftl. Rundschau 1888, p. 43.

tropische Organ der Zelle wieder zu erblicken. Damit ist jedoch noch nicht gesagt, dass der Gesammtvorgang einer geotropischen Wahrnehmung seitens eines ganzen Pflanzenorganes in diesen Einzelvorgängen innerhalb der Zellen besteht.

Es kann sich nämlich der Fall ergeben, dass erst in Beziehung auf bestimmte Zellcomplexe sich charakteristische Druckverhältnisse herausstellen, welche zugehörige bestimmte reactive Vorgänge auslösen. Auf diese Eventualität hatten wir bereits Rücksicht zu nehmen, als von der physikalischen Gravitationswirkung auf die sensible Wurzelspitze und das sensible Stengelrindenparenchym die Rede war. Schon aus allgemein-physiologischen Gründen wird bei vielzelligen höheren Pflanzen von einer Einzelthätigkeit der sensiblen Zellen bei der Beurtheilung des Gesammtvorganges der geotropischen Wahrnehmung nicht die Rede sein können. Die Thätigkeit im Dienste der Gesammtheit bringt es bei jeder Zellfunction mit sich, dass vielfache Abhängigkeitsverhältnisse der Elementarorganismen untereinander vorhanden sind, sodass der functionelle Betrieb nur durch Wechselwirkung und Ineinandergreifen aller Zellen als Einzelarbeiter stattfinden kann. Sehr klar treten diese Dinge hervor bei den Reizleitungs- und Reactionsvorgängen, welche die verschiedenen äusseren Factoren hervorrufen. So liegt der Gedanke um so näher, dass auch in dem Wahrnehmungsprocesse dem sensiblen Zellcomplex als einem Ganzen die wichtigste Rolle zukommt.

Einer einsichtigen Beurtheilung der obwaltenden Verhältnisse ist es ohne Weiteres einleuchtend, dass zwischen den geschilderten geotropischen Wahrnehmungen und solchen Druckwahrnehmungen, welche durch äussere Berührungen hervorgerufen werden, nicht die mindeste Gemeinschaft besteht. Die ausgezeichneten Untersuchungen Pfeffer's haben gezeigt, dass der Haptotropismus (auch Thigmotropismus genannt) nur von Körpern mit rauher Oberfläche hervorgerufen wird, und dass somit eine Reihe mehr weniger regelmässig aufeinander folgender rasch stattfindender Stösse das auslösende Agens bei der Reizung berührungsempfindlicher Ranken, Staubfäden, *Phycomyces*-Fruchtträger sein muss.

Es ist also geradezu die rasche Aufeinanderfolge von mechanischen Druckänderungen, welche hier wahrgenommen wird. Es ist daher nicht zu billigen, wenn Verworn[1]) in jüngster Zeit noch Thigmo- und Geotropismus als verwandte Erscheinungen nebeneinander reiht.

1) M. Verworn, Allgem. Physiologie 1892.



Wir vermögen also die Lehre von dem Wahrnehmungsvermögen der Pflanzen für den Reiz der Schwerkraft auf eine rationelle physiologische Basis zu stellen, indem wir den sensiblen Organen die Fähigkeit beimessen, die Vertheilung des Druckes in ihrem Innern in jeder Lage genau von anderen Lagen zu unterscheiden, eine Fähigkeit, welche wir am ehesten unseren Bewegungsempfindungen an die Seite stellen können. Die Ursachen, warum die Pflanzenorgane auf den Gravitationsreiz in specifisch verschiedener Weise antworten, warum die Stengel aufwärts, die Wurzeln abwärts wachsen, haben wir selbstverständlich nicht getroffen. Insofern die älteren Forscher in der Lösung des geotropischen Problems auch die Lösung der Anisotropiefrage vermutheten, ist allerdings der Fragepunkt nur verschoben. Zu bedenken ist, dass eine derartige Sonderung der Probleme bei weitergehender Einsicht von vornherein zu erwarten war; denn die Sache verhält sich nicht anders, als bei thierischen und menschlichen Sinneswahrnehmungen. Man kann die Vorgänge im Sehorgan noch so genau in allen ihren Details kennen, bis zu dem Reizübertritt in das nervöse Centrum, ohne dass man sich die geringste Rechenschaft zu geben weiss, warum bei dem betreffenden Thier eine bestimmte Gesichtsempfindung Schrecken einflösst, oder eine andere Wahrnehmung Annäherungsbewegungen erzeugt. Die Probleme, auf welche wir dabei anspielen, gehören nicht allein der Lehre vom Geotropismus an, sondern schlagen ein in ein sehr allgemeines Gebiet der Reizphysiologie, die uns heute noch vollständig dunkle Verkettung zwischen Wahrnehmung und Reaction. Die wenigen Erfahrungen, welche die physiologische Botanik bis jetzt über Reizstimmungswechsel gesammelt hat, zeigen aber bereits hinreichend, in welchen unendlich weiten Möglichkeitsgrenzen sich dieser Zusammenhang bewegt, und wie viel variable Grössen die Forschung näher zu bestimmen haben wird.

Fünfter Abschnitt.

Ausblicke auf die Formen der geotropischen Reactionsbewegung.

Capitel I.

Methodische Principien.

Unzureichende Induction und Mangel an genügender Erfahrung hatte es mit sich gebracht, dass lange Zeit der Satz Vertreter fand, dass sich vermöge des Geotropismus allgemein Wurzeln nach dem

Erdcentrum, Stengel aber von diesem hinweg krümmen. Heute scheint es fast unbegreiflich, wie man im Banne dieser doctrinären Vorstellung den Diageotropismus, die geotropischen Reizdrehungen, ferner die geotropischen Reizstimmungsänderungen gänzlich zu verkennen vermochte. Nur die erwähnte vorgefasste Meinung war die Ursache gewesen, dass man zur Erklärung der horizontalen Stellung so zahlreicher geotropischer Organe, oder der mit Beleuchtungs- oder Temperaturänderungen erfolgenden Richtungsänderungen seine Zuflucht nahm zu mechanischen, phototropischen und anderen Beeinflussungen. Und doch ist die Thatsache der Existenz eines Diageotropismus, sowie Diaphototropismus dem unbeirrten Urtheil völlig klar und einleuchtend.

Wie überraschend mitunter die Art des geotropischen Reizerfolges ist, lehrt zur Genüge die Geschichte der Forschung. Man konnte z. B. niemals vorhersehen, bevor der Versuch es gezeigt hat, dass die unterirdischen Sprosse von *Adoxa* sich bei Lichtzutritt vertical abwärts richten, oder dass die kriechenden *Rubus*-Schösslinge bei Verdunkelung sich aufrichten, oder dass sich Coniferen-Zweige um 180° aus ihrer Lage gebracht drehen, während gleich behandelte Epheusprosse einfach auf der Gegenseite ihre Haftorgane ausbilden.

Nur die empirische Erforschung aller Einzelfälle kann uns das richtige Bild geben von dem Vermögen der Pflanzenwelt auf den geotropischen, wie auf jeden anderen Richtungsreiz zu antworten.

Wir dürfen daher auch bei den pflanzlichen Reflexbewegungen nicht die Art des Reagirens in den Vordergrund stellen, wie es derzeit allgemein geschieht, wenn man Geotaxis, Geotropismus, Geotortismus gesondert abhandelt. Wir haben auch bei den vegetabilischen Reflexprocessen, wie bei den animalischen, den Sinn für den äusseren Reiz, d. h. das Wahrnehmungs- und Reactionsvermögen, generell, als das gemeinsame Band anzusehen.

Ob wir nun bei Pflanzen von „Sinnen" reden dürfen oder nicht, halte ich für keine unbedingt aufzuwerfende Frage. Der Begriff „Sinn" involvirt streng genommen ein differenzirtes Organ, welches nur eine bestimmte Gattung äusserer Reize aufzunehmen vermag, das Vorhandensein eines Sinnesorganes. Schon auf die niederen Thierformen, welche ein sogenanntes Sinnesepithel besitzen, passt der Begriff „Sinn" nicht mehr recht, weil diese Epithelzellen offenkundig bestimmt sind zur Wahrnehmung mehrerer Arten äusserer Reize. Um so weniger werden wir bei Pflanzen die Frage nach dem Vor-

handensein von „Sinnen“ aufwerfen, obwohl es nicht an Fällen fehlt, in welchen augenscheinlich Einrichtungen zur Perception bestimmter Reize, d. h. Sinnesorgane vorhanden sind, z. B. Fühltüpfel und Fühlpapillen. Im Allgemeinen aber ist beim pflanzlichen Organismus kein Streben zur Ausbildung gesonderter Apparate zur separaten Aufnahme bestimmter äusserer Reize vorhanden. Trotzdem besteht ein fühlbarer Mangel an einem geeigneten Ausdruck für die Thatsache, dass einem Pflanzenorgan das Wahrnehmungsvermögen für einen bestimmten äusseren Reiz zukommt. Ich möchte hierfür „Aesthesie“ vorschlagen, und dementsprechend reden von Photoaesthesie, Geoaesthesie, Chemo-, Mechanoaesthesie u. s. w. Man kann dann einfach alle gegen Lichtreize z. B. durch Orientirungsbewegungen reagirenden Pflanzen als photoästhetisch bezeichnen, ob sie nun phototactisch, phototropisch sind oder photogene Torsionen oder Dickenwachsthumsänderungen erleiden. Die üblichen Bezeichnungen für die Art der Reaction (Taxis, Tropismus etc.) beziehen sich, wie nicht scharf genug betont werden kann, nur auf die äussere Form der Reactionsbewegung und sollen nichts weiter aussagen über die Art des Zustandekommens der Bewegung, und bedeuten nichts anderes als z. B. Beugung, Streckung, Drehung einer thierischen Extremität, oder Schmerzäusserung durch Schreien seitens eines thermisch oder mechanisch gereizten Thieres. In diesem Sinne verdient aber auch die übliche Nomenclatur eine bestimmte Durchbildung, und wir müssen für die äussere bestimmte Erscheinungsform der Reaction auch wissenschaftlich einwurfsfreie und bestimmte allgemein angenommene Bezeichnungen besitzen.

Capitel II.

Die einzelnen Reactionsformen.

Taxis ist der Ausdruck, welcher gebräuchlich ist für die locomotorische Reactionsbewegung seitens freischwimmend, beziehungsweise auf feuchtem Substrat kriechend lebender vegetabilischer Organismen.

Von den im Organismus gegebenen specifischen Einrichtungen wird es aber abhängen, wie die Taxis zu Stande kommt, ob es Cilien sind, ob es amöboide oder gleitende Bewegung ist, welche die Ortsveränderung vermitteln. Niemals aber ist, wie es früher wohl geschah, das Reactionsmittel bei Betrachtung dieser Reizbewegungen

in den Vordergrund zu stellen, weil es, als eben vorhanden, im Dienste des Reflexvorganges steht. Es ist eben eine Consequenz der Erkenntniss der Orientirungsbewegungen als reflectorisch ausgelöste Processe, dass wir nunmehr die Erforschung der jeweiligen Reactionsmittel als eine Sache für sich scharf sondern von der Erforschung des Reflexvorganges.

Tropismus wird die Bezeichnung sein für die Thatsache, dass die Reaction eines Organes unter bestimmten Bedingungen ihrer äusseren Form nach in einer Krümmung besteht, wobei es unbestimmt genannt werden muss, wie diese Krümmung das Organ gegen die Reizursache orientirt, oder ob dies überhaupt der Fall ist. Diese Verhältnisse führen aber zur Unterscheidung bestimmter Unterabtheilungen. Krümmt sich das Organ zur Reizursache hin, so bezeichnet man dasselbe bekanntlich als positiv tropisch, krümmt es sich von ihr hinweg, so spricht man von negativem Tropismus. Ersteren Fall kann man auch zweckmässig als Pros-, den zweiten als Apotropismus bezeichnen[1]). Die Annahme einer transversalen oder schrägen Stellung gegen die Kraftrichtung der Reizursache durch Krümmung nennt man Diatropismus oder transversalen Tropismus. Will man den besonderen Fall der Querstellung durch einen besonderen Namen kennzeichnen, so kann man mit Noll[2]) von Homalotropismus sprechen. Für die Profilstellung ist der Ausdruck Paratropismus eingeführt[3]). Alle diese Tropismen betreffen besondere Orientirungsstellungen durch Krümmung. Wie Sachs[4]) zuerst erkannt hatte, fehlt es aber auch an Organen nicht, welche sich durch äussere Reizung (Licht, Gravitation) veranlasst krümmen, ohne jedoch hierdurch eine besondere Orientirung zur Reizursache anzustreben. Pfeffer[5]) hat speciell die photogene hierher zu zählende Reactionsform als Photonastie unterschieden, und wir können allgemein als Nastie jeden Tropismus bezeichnen, welcher keine bestimmte Winkelstellung zur Kraftrichtung der Reizursache anstrebt, d. h. eigentlich nicht orientirend wirkt. Vielleicht

1) Darwin, Bewegungsvermögen (1881), p. 356 ff. — Wl. Rothert, Ueber Heliotropismus. Cohn's Beiträge, Bd. VII, Heft 1, p. 5 (1894).

2) F. Noll, Heterogene Induction, Leipzig 1892, p. 33, Anmerk.

3) Darwin, l. c., p. 357.

4) J. Sachs, Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. II, Heft 2 (1879), p. 238, 268 u. a. Stellen. — Sachs spricht hier von Epinastie.

5) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, p. 287 (1881).

wird man noch andere Nastien im Laufe der Forschung sicherstellen, wobei besonders an niedere Pflanzenformen zu denken ist.

Strophismus ist Reaction durch Drehung um die Längsachse oder Torsion. Wie Schwendener[1]), vordem bereits Ambronn[2]), eingehend dargethan hat, ist diese Reactionsform eine durchaus selbstständige, welche mit Tropismen gar nichts gemein hat. Wie wir von den Tropismen es bereits durch vielfältige Untersuchungen genau wissen, dass der äussere Effect einer Krümmung auf höchst differente Weise (Wachsthum, Turgorschwankung u. a. m.) zu Stande kommen kann, so dürfte es auch bei den Reizdrehungen sich bei ausgebreiteteren Erfahrungen herausstellen, dass die Reactionsmittel nicht immer dieselben sind. Selbstverständlich ist es sehr möglich, dass wir thatsächlich in dem von Schwendener exact untersuchten Falle eines stärksten Wachsthums in diagonaler Richtung den weitaus häufigsten Fall vor uns haben.

Die Strophismen können naturgemäss als Reactionsbewegung nur den Sinn haben, dass eine bestimmte Flanke des reagirenden Organes sich bestimmt orientirt gegen die Reizursache. Damit hängt es zusammen, dass wir nur an dorsiventralen Organen diese Reactionsform finden. So erreichen Laubblätter ihre Lage zum Sonnenlicht und zur Lothlinie nach einer Umkehrung der ganzen Pflanze wieder durch eine Torsion des Stieles. Ich habe aber bereits früher hervorgehoben, dass nicht immer die diaphototropische Normalstellung durch Strophismus erreicht wird. Auf dem Klinostaten, von der Blattunterseite her beleuchtet, macht die Pflanze die Sache einfach so, dass sie eine ausgiebige Krümmung der Blattlamina und des Stieles vornimmt, wodurch wenigstens der grössere Theil der Spreite wieder in seine normale Lage kommt.

Es ist höchst wunderlich, wenn man bei Durchsicht der Literatur findet, welche Schwierigkeiten verschiedene Forscher in dieser so klaren Sachlage sahen.

Diesen gewöhnlichen Fall, in welchem ein Organ nach der Torsion seine Bauchseite dem Lichte zuwendet, oder der Erde abwendet, während die Dorsalseite vom Lichte abgekehrt ist und der

---

1) S. Schwendener und G. Krabbe, Untersuchungen über die Orientirungstorsionen der Blätter und Blüthen. Berlin 1892. I. u. II. Abschnitt.

2) H. Ambronn, Ueber heliotropische und geotropische Torsionen. Ber. d Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. II, p. 183 (1884).

Erde zu sieht, werden wir zweckmässig als positiven Photostrophismus beziehungsweise negativen Geostrophismus benennen. Der conträre Fall, welcher bei Laubblättern auftritt, welche ihre assimilatorisch thätige Flanke dorsal morphologisch angeordnet haben (z. B. *Alstroemeria, Bomarea*) und wobei sich die Blätter so drehen, dass die Dorsalseite nach oben zu stehen kommt, wird als negativer Photostrophismus und positiver Geostrophismus zu bezeichnen sein.

Eine vierte Reactionsform, durch welche ebenfalls eine Orientirung der Bestandtheile des Organes gegen die äussere Reizursache zu Stande kommt, ist jene, bei welcher ein ungleiches Dickenwachsthum des Organes durch den Einfluss der äusseren Reizursache eintritt.

Speciell für den Einfluss der Gravitation kennen wir derartige Fälle schon längere Zeit. Am auffallendsten ist die Sache bei radiären Organen, welche lange Zeit hindurch in horizontaler Lage zu wachsen gezwungen waren [Stämme von Coniferen, Nördlinger[1]), Wiesner[2])], an welchen die untere Seite beträchtlich stärkeres Dickenwachsthum und abweichende Holzbildung aufweist. Dass auch dorsiventrale Organe gleichartige Erscheinungen aufweisen, und geradezu Dorsiventralität inducirt wird, mit Induction derartiger Dickenwachsthumsänderungen, ist ebenfalls bekannt (Schwebesprosse des Epheus, Seitensprosse). Ich bezeichne unter Anwendung eines von Wiesner[3]) jüngst eingeführten Ausdruckes diese Reactionsformen als Trophieen, muss jedoch betonen, dass ich die von Wiesner hiermit in Verbindung gebrachten „Aenderungen in der Ernährung" von dem Terminus scheide, und ohne Rücksicht auf die Art des Zustandekommens einfach die Reaction durch ungleiches Dickenwachsthum als Trophie bezeichne. Man kann im Weiteren als positive Geotrophie Förderung des Dickenwachsthums an der unteren Seite bezeichnen, den gegentheiligen Fall als negative Geotrophie, und bezüglich Phototrophie kann man sinnentsprechend ebenso Termini schaffen.

Eine sehr verwandte Reactionsform ist jene, bei welcher ein Organ, durch äusseren Reiz veranlasst, in bestimmter Weise seine seitlichen Organe vergrössert oder verkleinert, oder selbst neue

---

1) Nördlinger, Der Holzring als Grundlage des Baumkörpers (1871), p. 21.
2) J. Wiesner, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1896, p. 181.
3) J. Wiesner, l. c., 1895, p. 481.

Organe in bestimmter Weise anlegt. Hierher wird also zu zählen sein die Erscheinung, dass Bäume halbseitig beleuchtet alle Zweige und Blätter nach der Lichtseite zu entwickeln, ferner viele Formen der Anisophyllie, endlich z. B. die Rhizoidenbildung von *Marchantia* an der Substratseite des Thallus, oder die Haftwurzelentwickelung an der unteren (Schatten-) Seite der Epheuschwebesprosse. Im Anschlusse an Weisse[1]) seien diese Vorkommnisse als Auxesis bezeichnet, und dementsprechend Geo-, Photo-, Hydroauxesis u. s. w. genannt, und den übrigen polymorphen Gruppen der Reactionsformen, welche wir aus Zweckmässigkeitsgründen unterscheiden müssen, zur Seite gestellt. Hier ist es besonders drastisch vor Augen gestellt, welche verschiedenartige Elemente wir unter jeder dieser Formengruppe zusammenfassen, eine Erkenntniss, welche bei äusserlich uniformen Vorgängen, wie bei den Tropismen, lange Zeit nicht eröffnet war.

Als die letzten beiden Gruppen von Reactionen auf äussere Reizung möchte ich zwei bisher noch nicht unterschiedene Erscheinungen näher darlegen, welche darin bestehen, dass ein Pflanzenorgan ohne Abweichung von seiner Wachsthumsrichtung eine Verzögerung oder Beschleunigung seines Längenwachsthums erleidet. Diese Reaction, die bis jetzt auf die Wirkung von Gravitation und Licht hin beobachtet werden konnte, sei als Stasis beziehungsweise Dolichosis in unsere Classification eingereiht.

Es hatte bereits vor längerer Zeit Elfving[2]) bemerkt, als er sich mit der Einwirkung der Schwerkraft auf das Wachsthum der Pflanzen befasste, dass *Phycomyces*-Sporangienträger entschieden langsamer wachsen, wenn man dieselben zwingt nach dem Erdmittelpunkt hin zu wachsen. F. Schwarz[3]) vermochte fast gleichzeitig dasselbe Ergebniss zu constatiren. Ich sah an Keimscheiden von *Avena sativa* dasselbe, und voraussichtlich (wenigstens lassen dies Versuche von Klemm[4]) und Richter[5]) vermuthen) wird *Caulerpa*

---

1) A. Weisse, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1895, p. 385.

2) Fr. Elfving, Beitrag zur Kenntniss der physiolog. Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen. Abdr. a. d. Acta Soc. Fenn., T. XII (1880), p. 12—16.

3) Fr. Schwarz, Untersuchungen a. d. botan. Institute in Tübingen, Bd. I (1881), p. 81.

4) P. Klemm, Flora 1893, p. 460.

5) J. Richter, Ueber Reactionen der Characeen auf äussere Einflüsse. Flora 1894, p. 399.

und *Bryopsis* sowie *Chara* dasselbe Resultat gewähren. Diese Verlangsamung des Längenwachsthums wird durch die Gravitation bedingt und ist als Geostasis zu bezeichnen. F. Schwarz untersuchte auf nicht genügend bewiesene Angaben N. C. Müller's hin den weiteren Fall, ob starke Centrifugalkräfte im Stande seien, ein abnorm starkes Längenwachsthum zu veranlassen. Der Erfolg war aber ein negativer, und einen sicheren Fall von Beschleunigung des Längenwachsthums durch geotropischen Reiz haben wir bisher noch nicht kennen gelernt. Das Licht übt hingegen einen derartigen Einfluss ganz allgemein aus, wie es uns jeder dichte Saatstand, jeder dichte Wald vor Augen führt. Dieser Fall, in welchem eine Pflanze von oben her einfallendes Licht durch beschleunigtes Längenwachsthum möglichst rasch zu erreichen strebt, ist wohl werth, als specielle Reizreaction unterschieden zu werden (Photodolichosis) und ist keinesfalls zusammenzuwerfen mit den Etiolirungsphänomenen, welche an diesen relativ schwach beleuchteten Pflanzen jedenfalls eintreten müssen. Es ist dies ebenfalls eine Orientirungsbewegung, welche die Pflanze ausführt, um ihre Organe der Lichtquelle näher zu bringen und ungestört durch die Concurrenz der Nachbarindividuen in besserer Beleuchtung sie zur Entfaltung zu bringen. Dieselbe Erscheinung ist es natürlich, wenn eine in ein längeres geschwärztes Rohr eingeschlossene Pflanze durch beschleunigtes Wachsthum einem von oben her einfallenden Lichte entgegeneilt. Würde man seitlich beleuchtet haben, so hätte die Pflanze ihren Phototropismus zu Hilfe genommen, um das Licht zu erreichen. Fällt aber das Licht von oben ein, so eilt die Pflanze, einem phototactischen Flagellaten gleich, geradlinig auf die Lichtquelle zu durch photodolichotisch beschleunigtes Wachsthum. Dass thatsächlich das Längenwachsthum unter solchen Verhältnissen beschleunigt ist, lässt sich an *Avena*-Keimlingen leicht zeigen. Befinden sich die Pflanzen, an einer horizontalen Klinostatenachse angebracht, unter dem Einflusse von Lichtstrahlen, welche durch ein 1 m langes schwarzes Rohr parallel ihrer Längsachse auf die Spitzen zu einfallen, so wachsen solche Keimlinge ebenso stark oder noch stärker, als gänzlich verdunkelte Pflanzen unter sonst identischen Verhältnissen. Allerdings ist in letzterem Falle ein Einfluss der von der Lichtquelle gelieferten Wärmestrahlen zu vermuthen, wie bezügliche Versuche zeigten.

Als Photostasis oder Wachsthumsverzögerung durch Licht möchte ich die bekannte Erscheinung bezeichnen, dass Wurzeln im

Dunkeln rascher wachsen als bei Lichtzutritt. Diese Erscheinung ist ein Mittel, durch welches die Pflanze ihre Wurzel dem Lichte entzieht, weil sich diese Organe in dunkleren Theilen rascher entwickeln müssen als in beleuchteten Theilen des Substrates, und dadurch gleichsam eine Orientirungsbewegung des Wurzelsystems vermittelt wird. Der negative Phototropismus ist zwar in manchen Fällen an Wurzeln ganz unzweideutig festzutellen, aber er fehlt sehr oft ohne Zweifel ganz, und da ist gewiss die Photostasis das beste Reactionsmittel, über welches die Wurzeln verfügen, weil es ganz allgemein vorhanden ist.

Die Beobachtuugen, dass das Wurzelsystem in feuchteren Bodenpartien sich kräftiger ausbildet als in weniger feuchten und die mehrfach gesehene Thatsache, dass nährstoffreiche Substratpartien von den Wurzeln viel reichlicher durchwuchert werden, als die übrigen (z. B. bei Knochenresten in Ackerboden beobachtet) lassen vermuthen, dass ausser Tropismen hier Hydro- und Chemoauxesis und auch wahrscheinlich auch Hydrodolichosis und Chemodolichosis in's Spiel kommen. Hydrotropismus wirkt sicherlich mit als wichtiger Factor. Dagegen liess sich bis jetzt Chemotropismus an Wurzeln nicht feststellen. Ich habe mich nach verschiedenen Richtungen hin mit dem Wurzelchemotropismus abgegeben, und konnte bisher auf keinem Wege zu einem anderen als negativen Resultate kommen. Wir müssen daher hierin der Chemoauxesis und Chemodolichosis der Wurzeln den Hauptantheil an dem erzielten Erfolge zuschreiben. Dass Hydrodolichosis manchmal sehr ausgeprägt zu constatiren ist, lehren die öfters zu beobachtenden Vorkommnisse des Durchwucherns von Drain- oder Wasserleitungsrohren mit mächtigen Wurzelzöpfen.

Es ist nicht ausgeschlossen, dass es ausser einer Wachsthumsalteration in bestimmten Fällen ganz andere Mittel giebt, durch welche die Pflanze Stasis oder Dolichosis erzielen kann, gerade so wie ein Tropismus nicht immer durch Längenwachsthumsveränderungen vermittelt werden muss. Ich erinnere an die Thatsache, dass bei Wurzeln eine active Verkürzung[1]) in ausgewachsenen Theilen eine sehr oft zu beobachtende Erscheinung ist, und es scheint mir nicht undenkbar, dass z. B. Turgoränderungen durch Licht und Verdunkelung eine statische oder dolichotische Reaction des betreffenden Pflanzenorganes bedingen können.

---

1) De Vries, Botan. Zeitung 1879, p. 649.

Alle möglichen Fälle werden wir aber in unserer ordnenden Nomenclatur nach wie vor, so verschiedenartig sie auch zu Stande kommen mögen, als Stasis und Dolichosis zusammenfassen, ohne Rücksicht auf die Eigenart der Reactionsmittel.

Damit hätten wir die zu gebende allgemeine Uebersicht über das Heer der Reactionsformen beendet, und man kann, als Resumé in Hinblick auf die Anordnung des Stoffes der Reizbewegungsphysiologie, sich dahin aussprechen, dass wir am besten, wie in der Thierphysiologie, die Erscheinungen gruppiren nach dem reizauslösenden Agens, nach Aesthesien, welche wir im Einzelnen als Geo-, Photo-, Thermo-, Chemaesthesie u. s. f. zu bezeichnen haben werden. Eine geo- oder photoaesthetische Pflanze kann naturgemäss in höchst verschiedener Weise reagiren, und wir verwenden die bisher gebräuchlichen Termini (im Anschluss daran jene, welche ich neu aufgestellt habe) so, dass wir rein ordnend, wie es der Systematiker thut, für die äussere Erscheinungsform der Reaction, gleichviel wie sie zu Stande kommt, einen bestimmten Ausdruck wählen. Ein wissenschaftlicher Fortschritt ist es natürlich nicht, wenn wir eine neu aufgefundene Erscheinung als Geotrophie, Photodolichosis z. B. bezeichnen, ebensowenig wie die Benennung einer neuen Pflanzenspecies. Wir schaffen aber durch unser Vorgehen Klarheit in unserem Gebiete bezüglich der einzelnen Forschungsdistricte, und das ist ja der Zweck aller Systematik.

Capitel III.

Anisotropie.

Die Art der Reaction, schon in ihrer äusseren Form, wird wie bekannt, nicht allein bestimmt durch die specifischen Eigenthümlichkeiten des reagirenden Organismus, sondern auch durch zeitliche Differenzen in verschiedenen Lebensaltern des Organismus, welcher sich mit seiner Lebensdauer in seinen Einrichtungen ändert; auch wird die Reactionsart bestimmt durch die Einwirkungsweise der Reizkraft, oder durch gewaltsame Eingriffe. Sachs hat die Erscheinung, dass die Organe einer Pflanze auf denselben Reiz hin mit verschiedener Reaction antworten, als Anisotropie bezeichnet. Im Speciellen werden wir am besten von einer Anisotropie der Organe desselben Individuums (organische Anisotropie) sprechen, und dieser Erscheinung die erwähnten anderweitigen Reactions-

verschiedenheiten angliedern als Anisotropie des Lebensalters (temporäre Anisotropie), dynamische Anisotropie und traumatische Anisotropie.

Den Begriff der organischen Anisotropie braucht man nicht einzuschränken auf das Verhalten der Glieder desselben Individuums, sondern er wird auch zu verwenden sein zur Bezeichnung der Thatsache, dass verschiedene Pflanzenformen und Arten auf denselben Reiz verschieden reagiren, falls man eines derartigen Ausdrucks bedarf.

Temporäre Anisotropie muss nothwendiger Weise für ein und dasselbe Organ eine eben so regelmässig vorkommende Eigenthümlichkeit sein, wie die organische Anisotropie für differente Organe. Die Eigenschaften und mithin die Fähigkeit in bestimmter Weise zu reagiren ändern sich oft in wenigen Tagen, wie bei Wurzeln, und damit geht Hand in Hand die Entwickelung neuer Mittel, um auf äussere Reize zu reagiren. Die junge Wurzel reagirt auf den Gravitationsreiz durch Krümmung, ist sie älter und in Dickenwachsthum begriffen, so reagirt sie durch Geotrophie. Der Keimling eines Baumes reagirt phototropisch, die erwachsene Pflanze durch Photoauxesis, um zum Lichte zu gelangen. Wie bekannt, ist auch im kurzen Leben eines Blüthenstieles der Fall nicht gar selten, dass dieses Organ zur Blüthezeit gegen Schwerkraft und Licht anders reagirt als zur Zeit der Fruchtreife, da seine Function im Dienste des Organismus anderen Zwecken unterstellt ist.

Auch die verbreitete Erscheinung, dass Seitenäste an ihren Spitzen steiler aufgerichtet sind, als in den älteren Partien, und in Folge dessen öfters bogenförmig aufgekrümmt sind, gehört vielleicht theilweise in das Gebiet der temporären Anisotropie. Ferner kann ein Spross erst orthotrop sein und später plagiotrop werden *[Mnium undulatum]*[1]).

Bei dynamischer Anisotropie, dem verschiedenen Reagiren bei verschiedener Einwirkungsweise der Reizkraft, kommen naturgemäss mehrere Momente in Betracht. Dass die Kraftgrösse, die Intensität der Reizung, hervorragend Einfluss nimmt auf die Reactionsform, zeigt das verschiedene Verhalten diageotropischer Wurzeln und Sprosse gegen schwächere und stärkere Centrifugalkraft, die Profilstellung zahlreicher Laubblätter gegenüber intensiver

1) K. Goebel, Organographie, I. Theil, p. 56. Jena 1898.

Bestrahlung, die analogen Bewegungen photo- und geotactischer Organismen u. a. m. Die Erfahrungen über den Einfluss von Licht und Wärme auf den Geotropismus der Nebenwurzeln und Ausläufer, die Wirkung der Klinostatenbewegung auf Photostrophismus und Nyctitropismus beweisen uns aber, dass die Reaction noch in mancher anderen Hinsicht sich mit den Bedingungen, unter denen der gereizte Organismus steht, ändert. Wir sprechen bekanntlich hier von verschiedener Reizstimmung. Es war bereits Gelegenheit geboten zu erwähnen, dass das Reizperceptionsorgan in qualitativ gleicher Weise functioniren muss, wie immer auch die äusseren Bedingungen geartet sind, unter welchen gereizt wird, dass also die Stimmungsänderung nur in der Uebertragungsart auf die motorischen Apparate begründet sein kann. Von den vorhandenen äusseren Bedingungen hängt es aber ab, ob diese oder jene Saite des motorisch thätigen Organes angeschlagen wird. Hierher zählt auch der bereits berührte Fall, dass Laubblätter auf dem Klinostaten gegen Licht, welches gegen die Blattunterseite zu einstrahlt, durch Krümmung reagiren, während sonst die normale Einstellung bei derartiger Beleuchtung durch Drehung erfolgt, worin wir ebenfalls eine Reizstimmungsänderung zu erblicken haben. Die Stimmungsänderung kann sich demnach erstrecken einerseits auf die angestrebte Reihelage (plagiotrope Wurzeln und Sprosse), andererseits auf die Reactionsmittel, die in Action gesetzt werden.

Es spricht manches dafür, dass in allen diesen Fällen die Veränderung einsetzt im Uebertragungsmechanismus zwischen sensibler und motorischer Sphäre, also in dem Theile des Reflexapparates, welcher als Reflexcentrum angesehen werden muss. Die sensible Zone, wie der motorische Apparat selbst werden nicht alterirt. Eine Sensibilitätsänderung wäre mir in quantitativer Hinsicht (Steigerung, Herabsetzung) denkbar, wozu aber alle Kriterien (Verhältnisse der Reactionszeit, Reactionsgrösse) fehlen. Dass der Bewegungsapparat bei den genannten Reizstimmungsänderungen nicht afficirt wird, habe ich für die Seitenwurzeln dadurch direct gezeigt, dass ein der Spitze aufgesetztes Stanniolkäppchen die Lichtwirkung auf den Grenzwinkel gänzlich aufhebt, obwohl die motorische Zone hierbei unverändert beleuchtet ist. Auch Vöchting's citirte Versuche erwiesen dasselbe, indem gezeigt wurde, dass das motorische, jedoch nicht phototropisch sensible Stielorgan der Malvaceenlaubblätter gänzlich ohne Einfluss darauf ist, ob sich die von unten her beleuchteten Blätter durch Krümmung oder Torsion in die Normal-

lage einstellen. Die Entscheidung hierüber liegt in der Spreite, welche demnach ähnlich wie die Wurzelspitze, nicht nur das „Sinnesorgan" für den Lichtreiz, sondern auch das Reflexcentrum enthält.

Nach Allem müssen wir uns vorstellen, dass bei der dynamischen Anisotropie sowohl der Fall realisirt wird, dass mit einer gesteigerten Erregung durch starke Reizkräfte eine Wirkung auf das Perceptionsorgan mit einer Wirkung auf das Reflexcentrum Hand in Hand geht, als auch derjenige Fall, dass verschiedenartige den Organismus von aussen her beeinflussende Factoren das Reflexcentrum innerhalb bestimmter Grenzen ohne Alteration des sensiblen Organes angreifen können. Solche Fälle der letzteren Kategorie sind die Wirkung von Lichtzutritt, oder höherer Temperaturen in der Nähe des Wachsthumsoptimums auf Seitenwurzeln, unterirdische und oberirdische Ausläufer, überhaupt auf die meisten diageotropischen Organe; ferner die Wirkung des normalen Zuges der Gravitation auf die Art der Wendung der Laubblätter in die diaphototrope Lichtlage bei inverser Beleuchtung, sowie auf das Zustandekommen der Schlafbewegungen mancher Pflanzen, wie A. Fischer[1]) constatiren konnte.

Nach diesen Auseinandersetzungen ist es als ein Fehlgriff zu bezeichnen, wenn F. Noll[2]) die Wirkuug äusserer Factoren auf Orientirungsbewegungen als „heterogene Induction" und als selteneres Vorkommniss hervorgehoben wissen will. Die Wirkung von Licht, Wärme, Gravitation auf den Reflexvorgang unter besonderen Bedingungen darf man natürlich ebensowenig von den Erscheinungen unter natürlichen Verhältnissen als distincten Vorgang unterscheiden, als man z. B. die horizontalen und schrägen Lagen orthotroper Wurzeln als Reizstellungen einer „reizungslosen" verticalen Ruhelage gegenüberstellen darf. Es hat ausserdem Noll vielfach das Durchkreuzen geo- und phototropischer Reactionsvorgänge verwechselt mit dem Einflusse von Lichtzutritt ohne jede phototropische Reizung, wie er bei Seitenwurzeln und horizontalen Ausläufern zu constatiren ist.

Die traumatische Anisotropie ist wesentlich von den gleichen Gesichtspunkten aus zu betrachten, wie die dynamische Anisotropie. Wir fassen hier jene Aenderungen in der äusseren

---

1) Botan. Zeitung 1890, No. 42—44.

2) F. Noll, Heterogene Induction (1892).

Erscheinung der Reaction auf Richtungsreize zusammen, welche durch ein Trauma veranlasst werden. Es sind hierher zu zählen die bekannten Erscheinungen an Seitenwurzeln, ferner an Seitenzweigen von Tannen und Fichten nach Verlust des fortwachsenden Endes der Hauptachse, welche in dem Einschlagen einer steileren Wachsthumsrichtung, d. h. in einer Verkleinerung des Grenzwinkels bestehen. Indem ferner die Auxesis eine selbstständige Reactionsform darstellt, müssen wir die verschiedenen Erscheinungen der correlativen Abnahme und Zunahme in der Ausbildung der Seitenorgane nach erlittenem Trauma ebenfalls als traumatische Anisotropie bezeichnen, insofern darin eine von der Norm verschiedene Reactionsweise gegen äussere Reize liegt. Es ist demnach die Förderung von Trieben aus schlafenden Augen an der Lichtseite eines Stammes, welchem durch einen Blitzschlag die Krone zerstört wurde, gewiss eine Erscheinung traumatischer Anisotropie im weiteren Sinne, weil der Baum seine Verzweigung nunmehr auf einem anderen Wege in günstige Beleuchtung zu bringen strebt, als vor der Verwundung.

Für den Fall der traumatischen Richtungsänderung von Seitenwurzeln liegt es nahe zu vermuthen, dass auch hier der Angriffspunkt der traumatischen Alteration in der Uebertragung des geotropischen Reflexvorganges aus der sensiblen in die motorische Sphäre liegt. Wenigstens besteht kein Grund anzunehmen, dass eine der beiden letzteren Sphären der alterirte Theil ist. Aehnlich liegen die Dinge auch für die traumatisch veranlasste Aufrichtung von Tannenzweigen nach Verlust des Haupttriebes.

Capitel IV.

Specifische Energieen.

Ich möchte zum Schlusse dieses Abschnittes noch kurz zurückkommen auf die Frage nach der „specifischen Energie“ Johannes Müller's bei pflanzlichen Sinneswahrnehmungen. Bekanntlich hat Sachs[1]) zuerst den Gedanken ausgesprochen, dass man die Gleichheit der Reaction von Pflanzen, z. B. durch Taxis, Tropismus, auf

1) J. Sachs, Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. II, p. 282 (1879). — Ferner: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Leipzig 1887, p. 622.

die verschiedensten Reize hin analogisiren könne mit der Thatsache, dass die Sinnesnerven der Thiere auf die verschiedenartigste Erregung hin immer die specifische Sinneswahrnehmung vermitteln. So entsteht immer eine Lichtwahrnehmung, ob nun der Opticus durch seine belichteten Endorgane in der Netzhaut, oder durch Quetschen, elektrische Reizung in seinem Verlaufe gereizt wird. Es ist diese Erscheinung ein Beweis dafür, dass in jedem Sinnesnerv nur eine Art bestimmter Erregungsvorgänge statt hat, welche im Centralorgan die zur Empfindung führenden Processe auslösen.

Pfeffer[1]) hat gegen die Idee von Sachs mehrfache Einwendungen erhoben. Von unserem Standpunkte aus möchte ich noch mehreres geltend machen. Zum ersten finde ich in der Sachs'schen Analogisirung den principiellen Fehler, dass eine äussere Gleichheit der ausgelösten Reflexbewegung verwechselt wird mit einer Identität der hervorgerufenen und fortgeleiteten Erregung des sensiblen Organes. Es ist leicht einzusehen, dass man aus der Thatsache, dass ein Thier auf Lichtreize hin verschiedene Reactionsbewegungen ausführt, nicht etwa auf eine Unrichtigkeit des Satzes von Joh. Müller schliessen darf. Umgekehrt darf man aber auch das Gesetz der specifischen Energie aufstellen auf die Thatsache hin, dass reflectorische Verengerung der Pupille (Pupillarreflex) einerseits eine normale Erscheinung bei jeder Lichtwahrnehmung ist, aber auch durch andere Reizung, z. B. centrale Läsionen, eintreten kann.

Ich sehe ein weiteres Gegenargument in der erwähnten Thatsache, dass Laubblätter auf dem Klinostaten gegen Lichtreize anders reagiren, als normal, nämlich durch Krümmung anstatt durch Phototortismus. Dies stimmt entschieden nicht mit der Sachs-schen Anschauung, eben so wenig wie die anderen dargelegten Erscheinungen bei temporärer, dynamischer und traumatischer Anisotropie.

Damit ist aber nicht gesagt, dass dem pflanzlichen Organismus specifische Energieen niemals zukommen. Es wäre sehr wohl denkbar, dass weitere Forschungen uns thatsächlich mit Fällen bekannt machen, in welchen wir durch beliebige Reizung eines ganz specificirten Reizaufnahmsapparates stets dieselben Erregungsvorgänge veranlassen. Die Reactionsbewegung aber braucht freilich nicht

1) W. Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Naturf. u. Aerzte, 1893, I. Theil, p. 90.

immer dieselbe zu sein. Einer näheren Prüfung wäre es werth, ob die an Ranken, Staubfäden ausgebildeten Tastorgane geeignete Objecte sind. Man müsste dann allerdings auch eine Methode haben, um objectiv, ohne Benutzung der Reaction, die stattfindende Erregung feststellen zu können. Die specifische Energie der thierischen Sinnesnerven konnte ja nur erschlossen werden durch Selbstbeobachtung und Befragen bei Menschen.

Sechster Abschnitt.

Ueber die Rückkehr in die Ausgangsstellung.

Für die dauernde Function von Reflexapparaten an Thier und Pflanze ist es eine nothwendige Voraussetzung, dass der Apparat die Fähigkeit haben muss, nach einer stattgefundenen Reizung wieder in den anfänglichen Zustand zurückzukehren, um eine Wiederholung des Reizvorganges zu ermöglichen. Es betrifft diese Rückkehr in den „ungereizten Zustand" nicht allein den perceptorisch thätigen Apparat, sondern auch den ductorischen und motorischen Theil der Reflexvorrichtung. So kehrt nach einer elektrischen Reizung eines Reflexpräparates vom Frosch, Aufnahmsorgan Nerv und Muskel in den Anfangszustand zurück, und die Blättchen einer Mimose sehen wir nach Aufhören der Reizung langsam wieder in die alte ausgebreitete Stellung hinaufgehen.

Wo dieser Vorgang der Rückkehr nach beendeter Reizung nicht klar liegt, ist es eine theoretische Forderung, den Beweis für eine solche Rückkehr ausfindig zu machen, was zum öfteren nicht allzuschwer gelingt. So vermochte Vöchting[1]) durch Anwendung des Klinostaten zu zeigen, dass geotropisch gekrümmte Stengel und Wurzeln nach Aufhören der Reizung das Bestreben haben, sich gerade zu strecken, so lange es die Reactionsfähigkeit der gekrümmten Strecke gestattet. Ich selbst habe sodann ausführlich dargelegt[2]), dass eine solche Geradestreckung niemals einfach durch Wiedereintreten allseitig gleichen Längenwachsthums vermittelt werden kann, sondern dass unbedingt dabei ein ungleich starkes Wachsthum beider Flanken, gerade entgegengesetzt dem geotropischen Reactionswachsthum, mitwirken muss, damit eine Geradestreckung eintritt.

---

1) H. Vöchting, Bewegungen der Blüthen und Früchte, Bonn 1882, p. 182.

2) Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVII (1895), p. 314.



Bei den geradlinig wachsenden Stengeln und Wurzeln ist es das Bestreben in der geraden Linie weiter zu wachsen, welches die Reizkrümmungen corrigirt nach Aufhören der Reizung (Orthoautotropismus), und das Mittel darstellt, durch welches das Organ wieder in seine Ausgangsstellung zurückgelangt. Ich konnte nachweisen, dass bei diesem Vorgang keine Wechselbeziehungen zwischen sensibler und motorischer Sphäre obwalten, und man muss sich vorstellen, dass die Wurzelspitze und Reactionszone für sich in den Ausgangszustand zurückkehren, von einander unabhängig wie der in seiner Erregung abklingende Nerv und der wieder erschlaffende Muskel.

Wenn wir der Thatsache gedacht haben, dass beim Krümmungsausgleich von Wurzeln oder Stengeln eine gegensinnige Wachsthumsdifferenz einsetzen muss, damit der Zweck erreicht wird, so haben wir zugleich ausgesprochen, dass es sich bei Rückkehr in die Ausgangsstellung um Einleitung einer Gegenreaction im motorischen Organ handelt. Das Wiederemporheben der *Mimosa*-Blättchen ist ja gleichfalls durch eine analog thätige Gegenreaction nach Aufhören der Reizung bedingt. Aber nicht nur das motorische Organ betrifft diese Gegenaction, sondern wir müssen auch für das sensible und ductorisch thätige Organ solche Processe postuliren, obwohl wir von solchen noch keine Kenntniss haben. Es ist wichtig zu betonen, dass sich diese selbst-regulatorisch wirksame Action nach Aufhören der Reizung nicht äusserlich ausprägen muss, wie es bei den besprochenen Fällen von Wurzeln, Stengeln, Mimosenblättchen zu constatiren ist. Der gereizte thierische Muskel in seinen chemischen Veränderungen giebt uns ein Beispiel hiervon. Nach Erschlaffen müssen Processe einsetzen, welche die während der Reizung gebildeten Substanzen (z. B. Milchsäure, Kohlensäure), hinwegschaffen und eine neuerliche Mehrproduction von Glykogen veranlassen, so dass der Status quo ante wiederhergestellt wird. Gönnen wir dem gereizten Muskel nicht Zeit zur Selbstregulirung in den früheren Zustand, so treten bekanntlich Ermüdungssymptome ein, ein Nachlassen in der Reaction, welches durch die Anhäufung der genannten Substanzen, wenigstens zum Theile bedingt wird. Von „Ermüdungsstoffen“ werden wir auch in dieser Erkenntniss nicht sprechen dürfen, weil vielleicht gerade eine Anhäufung solcher Substanzen die Gegenaction, welche zur Restitution des Ruhezustandes führt, auslösen mag, und von der wir nur das Eine wissen, dass sie im Dienste der automatischen Wiederherstellung des

früheren Zustandes steht und damit zur Aufrechterhaltung der staatlichen Ordnung in den Massen der Elementarorganismen des Thieres, respective der Pflanze bestimmt ist.

Wenn wir sahen, dass in einer gereizten Wurzelspitze nach Aufhören der geotropischen Reizung das Oxydationsferment sich wieder vermehrt und die reducirenden Körper sich vermindern, so haben wir die nämlichen Vorgänge berührt. Diese Thatsachen sind für uns um so werthvoller, als wir an einer Wurzel, wenn sie sich aus einer horizontalen Stellung geotropisch abwärts gekrümmt hat und nun fortan in der neu erreichten verticalen Richtung weiterwächst, kein anderes Kennzeichen für die Rückkehr in den Zustand vor der geotropischen Reizung bisher hatten. Von diesem Gesichtspunkte aus hatte auch Pfeffer[1]) vorgeschlagen, transitorische Reizbewegungen, d. h. solche mit Rückkehr in die Ausgangsstellung (*Mimosa* z. B.) zu unterscheiden von stationären oder permanenten Reizvorgängen, wie sie der Geotropismus darstellt. Diese Eintheilung entspricht wohl dem äusseren Eindruck, den wir bei der Beobachtung gewinnen, aber wir dürfen deswegen keineswegs annehmen, dass bei Geotropismus keine Rückkehr in den früheren Zustand stattfindet, wenn sie auch „latent“ verläuft. Dies liegt ja in der Natur der Sache, dass es bei Bewegungen, welche auf eine bestimmte Orientirung des Organes im Raume abzielen, nicht anders sein kann. Uebrigens erscheint es mir durchaus nicht ausgeschlossen, dass die seit Sachs genau bekannte Erscheinung der geotropischen Ueberkrümmung an Stengeln zum Theile auf Autotropismus, also einer dem Geotropismus entgegenwirkenden Action beruht, zu welcher bei langsamem Verlaufe der Erscheinung aber sehr wohl eine geringe geotropische Reizung aus der übercorrigirten Lage, im Sinne der von Sachs geäusserten Anschauung hinzutreten kann.

Man kann demnach auch für die pflanzlichen Reflexbewegungen im Hinblick auf die am Geotropismus erzielten Ergebnisse generell den Satz aussprechen, dass auch bei ihnen, ganz analog wie beim Thierreflex, eine Wiederkehr des Zustandes vor der Reizung automatisch nach Beendigung des Reizvorganges einsetzt, und dass alle Veränderungen beseitigt werden, welche während des Reizvorganges erfolgt sind.

---

1) Die Reizbarkeit der Pflanzen (1893), p. 84.



Die Geschwindigkeit, mit welcher nach stattgefundener geotropischer Reizbewegung der frühere Zustand wieder eintritt, ist im Allgemeinen viel geringer als die Schnelligkeit der eintretenden Reizbewegung. Während eine Abwärtskrümmung an Wurzeln nach 2 Stunden in den meisten Fällen vollendet ist, dauert es mindestens zwei bis drei Mal so lange, manchmal 12—24 Stunden, ehe die Krümmung auf dem Klinostaten gesetzter geotropischer Wurzeln verschwunden ist, und es verfliessen immer mehrere Stunden, ehe in der Wurzelspitze die chemisch nachweisbaren Veränderungen nicht mehr wahrnehmbar sind. Auch an raschwüchsigen Keimstengeln verschwindet die Krümmung langsamer als sie gekommen, und von geotropisch gekrümmten Grasknoten oder Blattgelenken gilt dasselbe.

Es ist Jedem, der mit geotropischen Organen experimentirt, bekannt, dass eine neue, beliebig gerichtete, geotropische Reizung an solchen Organen erzielt werden kann, noch ehe die Reaction abgeklungen ist. Die erstgesetzte Reizung ist für die folgende so wenig ein Hinderniss, dass man während der ersten Krümmung diese durch eine neue Reizung beliebig abändern kann. Diese bei Orientirungsbewegungen sehr allgemeine Erscheinung ist sonst bei pflanzlichen Reflexbewegungen nicht allenthalben zu finden, wie das Verhalten von *Mimosa* zeigt, deren Blättchen durch rasch folgende Stösse in einen tetanischen Zustand verfallen, und wie wir an dem Unempfindlichsein von *Drosera* oder *Dionaea*-Blättern während der Verdauung sehen. Man kann also im Allgemeinen geotropisch reizbare Organe durch viele in kürzeren Intervallen erfolgende entgegengesetzte Impulse nicht ermüden. Natürlich gilt dies nur von fortwachsenden, oder überhaupt dauernd reactionsfähigen Organen, und nicht z. B. von den nur zu beschränktem Wachsthum durch Geotropismus anzuregenden Grasknoten, welche nach wenigen Reizungen ihre Bewegungen auf immer einstellen.

Es giebt aber auch Fälle, welche sich abweichend verhalten, und es scheinen sich dieselben vorzüglich auf nicht wachsende geotropisch reizbare Blattknoten zu beziehen. So werden die geotropischen Bewegungen von *Phaseolus*-Blättern nach mehrmaliger Wiederholung der Umkehrung der Pflanze langsamer und schwächer. Vöchting sah eine ähnliche Erscheinung an Blättern der *Malva verticillata,* indem an umgekehrten, von unten beleuchteten Pflanzen die allnächtlich wiederkehrende geotropische Aufrichtung schliesslich ausbleibt. Hier ist aber zu betonen, dass es sich in letzterem

Falle auch um eine Beeinflussung der geotropischen Sensibilität handeln könne im Laufe der phototropischen Erregung, wovon wir allerdings kein weiteres Beispiel haben. Ich möchte ferner noch erinnern an die zuerst bei Sachs erwähnte Erscheinung, dass Seitenwurzeln nach mehrmaligem Umkehren des Kulturkastens nicht mehr ganz in den ursprünglichen Grenzwinkel zurückkehren, sondern mehr horizontal wachsen. Auch darin könnte möglicher Weise ein Einfluss früherer Reizungen liegen, welche den Effect neuer Reizung etwas behindern.

Siebenter Abschnitt.

Die wesentlichen Ergebnisse.

I.

Vom Standpunkte der vergleichenden Physiologie können wir die pflanzlichen Reizbewegungen am besten als Reflexbewegungen auffassen, und es sind die Theile des thierischen Reflexvorganges (perceptorische, ductorische, centrale Uebertragungs- und motorische Function) auch hier unterscheidbar.

Die geringste, eben noch Reaction auslösende Reizdauer nennen wir Präsentationszeit. Die zwischen Reizungsbeginn und Reactionsbeginn verstreichende Zeit heisst Reactionszeit. Jene Frist, binnen welcher noch nach Aufhören des physikalischen Reizes und Beseitigung etwaiger Hemmung Reaction erhalten werden kann, ist die Impressionszeit.

Die geotropische Präsentationszeit beträgt für sehr empfindliche Objecte unter günstigen Bedingungen in der Regel etwa 15 Minuten, unter welchen Betrag ich sie nicht herabsinken sah. Im Allgemeinen ist die phototropische Präsentationszeit merklich kürzer, d. h. Lichtreize werden rascher wahrgenommen, als Schwerkraftreize.

Die Reactionszeit nimmt mit gesteigerter Expositionsdauer von der Präsentationszeit an erst langsam ab, dann aber sehr rasch und erreicht bald ihr specifisches Minimum.

Um mittelst des Klinostaten geotropische oder phototropische Krümmungen auszuschalten, muss man die Rotationsgeschwindigkeit so wählen, dass sie ungefähr den vierfachen Betrag der specifischen Präsentationszeit der Versuchsobjecte nicht erreicht.

Centrifugalversuche stellen die Abhängigkeitsverhältnisse zwischen Grösse der Reizkraft und der gesetzten Erregung (Excitation des

sensiblen Apparates) fest. Die Excitation nimmt von der Reizschwelle, d. h. dem kleinsten wahrnehmbaren geotropischen Reiz, an sehr rasch zu, relativ viel rascher als die auslösende Kraft, erreicht aber sehr bald ihren submaximalen Grad, worauf vielfacher Steigerung der Fliehkraft eine nur unbedeutende Vermehrung der Erregung entspricht.

Auch für die Abhängigkeit der geotropischen Erregung von dem Betrage einer Ablenkung aus der normalen Gleichgewichtslage des Organes gilt ein ähnliches Verhältniss, welches sich in ähnlich verlaufenden Kurven ausdrücken lässt. Hier bietet das Messen der Impressionszeit eine Reihe von Vortheilen.

Der Einfluss verschiedener Temperaturen auf geotropisch sensible Organe besteht in Alteration der Reizaufnahmefähigkeit (Impressibilität des sensiblen Apparates). Bei niederen Temperaturen ist das sensible Organ weniger impressionsfähig gegenüber geotropischer Reizung. Mit steigender Temperatur steigt auch die Impressibilität, um innerhalb weiterer Grenzen bei mittleren Temperaturen bis in die Nähe der oberen Grenze ihr Maximum zu finden. Vor Erreichung tödtlich hoher Temperaturen findet nur ein ganz schwaches Sinken der Impressibilität des geotropisch sensiblen Organes statt. Die bezügliche Kurve zeigt demnach ähnliche Verhältnisse, wie die Sauerstoffathmung der Pflanzen in ihrer Abhängigkeit von der Temperatur.

Chemische Agentien (Chloroform, Kohlensäure, Neutralsalze, Basen, Säuren) wirken auf die geotropische Impressibilität des sensiblen Apparates in analoger Weise ein, indem ihre Wirkung mit zunehmender Concentration ebenfalls erst sehr langsam steigt, sodann sehr rasch auf ein maximales Niveau emporschnellt, welches bis zur letalen Concentration constant bleibt.

Wundshock setzt allgemein in mehr oder weniger hohem Grade die Impressibilität des geotropisch sensiblen Apparates für einige Zeit herab.

Der Umstand, dass auch für die stärkste geotropische Reizung eine gewisse Präsentationszeit nothwendig ist, beweist uns, dass das sensible Organ nur durch successive gesteigerte Wirkung in Erregung gesetzt wird. Wir haben dies zu deuten durch eine erfolgende Summation von Einzelanstössen, welche schliesslich zur geotropischen Wahrnehmung führt. In analoger Weise erfolgt ja auch die Reizaufnahme bei thierischen Reflexvorgängen.

Die Beziehungen zwischen Dauer und Grösse der auslösenden Reizwirkung und der ausgelösten Erregung kann man dahin zusammenfassen, dass bei schwacher und kurzdauernder Reizung einer bestimmten Reizungsdifferenz ein höheres Anschwellen der Erregung entspricht, als bei starker und langandauernder Reizung. Die Impressibilität des sensiblen Apparates ist demnach für schwache Reize grösser als für starke, und analag verhält es sich bezüglich der Reizdauer. Wahrscheinlich gilt das Weber'sche Gesetz auch für den Geotropismus.

Dass nur Summirung von Einzelimpulsen das auslösende Movens bei geotropischen, wie bei andersartigen Reflexvorgängen bildet, wird durch intermittirende Reizung mit kurz währenden Partialreizungen besonders klar gemacht. Die bezüglichen Erfahrungen beweisen, dass auch durch sehr kurz dauernde Reizung im sensiblen Apparat Erfolge erzielt werden, wenn auch nicht schon ein einziger Partialreiz hinreicht, um die Reaction auszulösen.

Objectiv feststellen liessen sich bisher bezüglich der mit der Reizaufnahme verbundenen Processe im sensiblen Organ nur quantitative Differenzen einiger an Wurzelspitzen erzielbarer chemischer Reactionen, welche auf eine Vermehrung aromatischer oxydabler Substanzen, und eine Verminderung Sauerstoff übertragender Zellsubstanzen in Folge geotropischer Reizung hindeuten. Diese Veränderungen sind umso stärker, je stärker die Erregung des sensiblen Apparates ist.

II.

Der Begriff „Reiztransmission“ ist für die geotropische Reizung eine complexe Grösse. Hierunter subsummiren alle Vorgänge des Reflexprocesses zwischen Perception und Reaction. Eine räumliche Trennung ductorischer und perceptorischer Thätigkeit liegt in der Wurzelspitze höchstens unvollkommen vor.

Die Zeit, welche der geotropische Reiz braucht, um aus der Wurzelspitze in die Krümmungszone zu gelangen, lässt sich auf Grund experimenteller Erfahrung auf etwa 5 Minuten veranschlagen. Der reizleitende Weg dürften einerseits die Protoplasmaverbindungen sein, andererseits bestimmte Diffusionsvorgänge zwischen den benachbarten Zellen. Eine bestimmte Richtung des geotropischen Reizes von der Stelle der Perception hinweg nach der Actionsregion lässt sich jedenfalls nicht sicherstellen, sondern der Reizvorgang

breitet sich strahlenförmig nach allen Seiten gleichmässig aus (Versuche an operirten Wurzeln). Die Natur der Reizleitung vermittelnden Processe dürfte mit chemischen Veränderungen im Zellinhalte der ductorisch thätigen Elemente in Beziehung zu bringen sein.

Von äusseren Factoren ist die Reiztransmission ganz analog abhängig, wie die Reizperception.

Die Schnelligkeit, wohl auch die Intensität des ductorischen Processes wächst mit der Höhe der geotropischen Erregung.

III.

Nachdem wir durch die Versuche Knight's wissen, dass Centrifugalkraft und Erdschwere geotropisch reizbare Pflanzen in gleicher Weise afficiren, so müssen wir annehmen, dass der physiologische Reiz, welchen die Schwerkraft ausübt, nur in Ertheilung einer Massenbeschleunigung bestehen kann. Diese Wirkung kann sich naturgemäss nur in bestimmten Druckwirkungen der Elemente des sensiblen Organes aufeinander äussern. Wir können Organe unterscheiden, welche das Bestreben haben, in beiden Längshälften gleiche Druckverhältnisse herzustellen durch Annahme einer Verticalstellung (radiäre, orthotrope Wurzeln und Sprosse), und solche Organe, welche auf eine bestimmte Verschiedenheit der Druckverhältnisse der oberen und unteren Flanke gestimmt sind (plagiotrope, radiäre und dorsiventrale Gebilde). Zu derartigen Reizwirkungen ist es nothwendig, dass die Pflanze das Vermögen besitzt, die Druckverhältnisse in beiden Flanken zu vergleichen, d. h. dass sie Unterschiedsempfindlichkeit besitzt, ein Factor, der übrigens bei allen Reflexvorgängen mitspielt. Für die Wurzelspitze lässt sich durch geeignete Resectionsversuche zeigen, dass keine histologisch differenzirte Gewebeformation, noch auch der Vegetationskegel allein als perceptorisch thätiges Organ für sich fungirt. Wohl aber hängt der schalige Aufbau der Wurzelspitze mit besonderen Einrichtungen zur geotropischen Reizaufnahme zusammen.

Das Reizbewegungen auslösende Moment der Gravitationswirkung in verschiedenen Neigungswinkeln an orthotropen Wurzeln bildet die Existenz eines seitlich auf die sensiblen längsgerichteten Zellreihen der Wurzelspitze wirkenden Druckes, welchen diese Längsreihen gegenseitig aufeinander ausüben. Die verticalen Lagen, in welchen dieser Druck gleich Null wird, wirken nicht krümmungsauslösend. Die in jeder Neigungslage gebotenen Druckverhältnisse

im sensiblen Organ lösen die entsprechende Reaction aus, ohne dass zwischen Druckgrösse und Krümmungsgrösse eine andere Beziehung auftritt, als eine solche zwischen auslösendem und ausgelöstem Vorgang.

Plagiotrope Wurzeln bieten bezüglich der anatomischen Eigenheiten des reizaufnehmenden Apparates identische Verhältnisse, woraus auf gleiche Wirkungsweise des Gravitationsreizes bei ortho- und plagiotropen Wurzeln zu schliessen ist. Der Unterschied liegt nur darin, dass die Reizstimmung eine verschiedene ist, so dass die Seitenwurzeln mit der Ruhelage einen bestimmten seitlichen Druck im sensiblen Organ aufsuchen, während die orthotropischen Wurzeln sich auf einen seitlichen Druck einzustellen trachten. Die Aenderungen des Grenzwinkels diageotropischer Wurzeln durch Licht, starke Centrifugalwirkung, höhere Temperatur beruht auf Alteration der Umsetzungsvorgänge zwischen Perception und Reaction (Function des Reflexcentrums). Horizontale Rhizome sind bezüglich ihres Geotropismus den Seitenwurzeln analog aufzufassen.

Bei orthogeotropischen Stengeln ist es die Regel, dass das chlorophyllführende Rindenparenchym das sensible Organ für Geotropismus darstellt, und zugleich auch den motorischen Apparat. Hier ist die geotropische Sensibilität anscheinend keine separate Function jeder einzelnen Rindenzelle, sondern die Wahrnehmung wird vermittelt durch die Druckverhältnisse zwischen inneren und äusseren Rindenzelllagen jeder Flanke. Hier ist das Organ auf einen Radialdruck gleich Null gestimmt, und ein Uebersteigen dieses Werthes durch Herausdrehen des Sprosses aus der Verticalstellung wird mit einem geotropischen Reflexvorgang beantwortet.

Das gleiche gilt von der geotropisch reizbaren Gramineencoleoptile. Bei den geotropischen Erscheinungen an dorsiventralen Sprossen, Laubblättern, Blüthentheilen, welche durch photogene Reizstimmungsänderungen sehr ausgezeichnet sind, hat man im Wesentlichen dieselben Dinge zu beachten wie an plagiotropen Wurzeln und horizontalen Rhizomen. Die Aufnahme des geotropischen Reizes scheint durch dorsiventrale Structur allgemein nicht modificirt zu werden. Das Ueberwiegen der photogenen Reaction bei gleichzeitigem Angreifen von Photo- und Geotropismus im resultirenden Effect ist zurückzuführen auf die energische Wirkung des phototropischen Actionsvorganges. Ist die Dorsiventralität dauernd fixirt, so giebt es für das betreffende Organ eine einzige reactionslose Position, und eine Drehung um 180° erzeugt heftige

geotropische Erregung. Dieses radiären Organen fremde Moment muss darauf beruhen, dass die fixirt dorsiventralen Organe die Verschiedenheit der Radialdruckverhältnisse in den morphologisch differenten Flanken wahrzunehmen vermögen und auf eine bestimmte Differenz derselben gestimmt sind, wie sie eben in der Normalstellung des Organes gegeben ist.

In Einrollungs- und Faltungsprocessen haben diese Pflanzentheile eine treffliche Einrichtung, um sich ohne Veränderung ihrer structurellen Eigenschaften in Organen umzuwandeln, welche bezüglich Richtungsverhältnissen und auslösenden Druckverhältnissen im sensiblen Apparate durchaus echten orthotropen Organen gleichkommen.

IV.

Der Geotropismus umfasst demnach die Fähigkeit der Pflanze durch Wahrnehmung der verschiedenen Druckverhältnisse in den sensiblen Organen sich in bestimmter Weise zur Kraftrichtung einer ertheilten Massenbeschleunigung (Erdschwere, Centrifugalkraft) mittelst reflectorisch ausgelöster Bewegungsphänomene orientiren zu können. Am nächsten kommt diese Fähigkeit den animalischen Bewegungsempfindungen, welche ebenfalls zur Orientirung der Körpertheile eines Thieres im Raume mit beitragen.

Wenn auch jede sensible Zelle mit einem druckempfindlichen Organ ausgestattet sein muss (wahrscheinlich die Hautschicht des Protoplasma), so ist es doch möglich und vielfach realisirt, dass erst das Zusammengreifen der Vorgänge an den Elementen eines ganzen Zellencomplexes eine Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bedingt, und erst dieser Factor hinreicht, um alle Auslösungsprocesse zu veranlassen, welche das Organ in eine bestimmte räumliche Orientirung bringen und erhalten.

V.

Die Fähigkeit von Pflanzenorganen, eine bestimmte physikalische Reizgattung wahrzunehmen, entspricht vollkommen der Sinnesthätigkeit bei Thieren, obgleich differenzirte Sinnesorgane bei Pflanzen nur ausnahmsweise vorkommen. Diese Fähigkeit können wir passend als Aesthesie für einen bestimmten Reiz bezeichnen; ihr Vorhandensein involvirt das diesbezügliche Reactionsvermögen, weil wir nur aus dem Stattfinden einer Reaction auf erfolgte Wahrnehmung schliessen können. Je nach dem äusseren Factor heisst die Aesthesie Geoästhesie, Photo-, Chemoästhesie u. s. w.

Die Erscheinungen der Reaction bezeichnen wir ihrem Aeusseren nach practischen Zwecken zu Liebe als folgende Gruppen: 1. Taxis, 2. Tropismus (Unterabtheilungen: Pros-, Apo-, Dia-, Paratropismus, Nastie), 3. Strophismus, 4. Trophie, 5. Auxesis, 6. Stasis und Dolichosis.

Die Eigenschaft äusserlich verschiedenen Reactionsvermögens nennen wir nach Sachs Anisotropie. Wir vermögen mehrere Fälle zu unterscheiden: 1. Organische Anisotropie, umfassend die verschiedene Reactionsweise der einzelnen Glieder eines Organismus. 2. Temporäre Anisotropie, falls ein und dasselbe Organ in verschiedenen Lebensphasen verschieden reagirt. 3. Dynamische Anisotropie, wenn Umstimmung durch verschiedene Intensität der Reizursache oder Einwirkung, beziehungsweise Wegfall eines anderen Factors eintritt. Dieser Reizstimmungswechsel ist eine Alteration des Reflexcentrums oder der Uebertragung des aufgenommenen Reizes auf das motorische Organ. 4. Traumatische Anisotropie, wenn es sich um Reactionsänderung nach gewaltsamen Eingriffen oder Verletzungen handelt.

Der Begriff der Sachs'schen specifischen Energie bei pflanzlichen Reizvorgängen lässt sich nicht aufrecht halten, wenn es auch sehr wohl möglich ist, dass fernere Forschungen auch bei Pflanzen analoge Erscheinungen kennen lehren, wie sie die specifische Energie thierischer Sinnesnerven darstellt.

VI.

Auch für pflanzliche Reflexbewegungen ist es ein allgemeines Gesetz, dass nach Vollendung der Action jener Zustand wiederkehrt, welcher vor der Erregung der herrschende war, und zwar im sensiblen und motorischen Apparate des Organes. Auch wenn wie bei geotropisch gereizten Wurzeln diese Rückkehr in den Ausgangszustand äusserlich nicht sichtbar ist, so lässt sich die Thatsache anderweitig trotzdem erschliessen. Gönnen wir dem Organ nicht Zeit sich zu restituiren, so treten, wie beim thierischen Muskel, Ermüdungserscheinungen ein. Die Geschwindigkeit der Restitution ist im Vergleich zum Reflexvorgang selbst eine mehrmals kleinere.

Stoffwechsel und Structur der Halophyten.

Von

L. Diels.

Unterschiede zwischen Halophyten und Nicht-Halophyten.

Die Organisation der Halophyten ist schon frühzeitig als auffallend empfunden worden, und es lag nicht fern, zwischen ihrem eigen gearteten Bau und dem chemischen Wesen des Standortes einen Zusammenhang zu vermuthen. Denn wie vollständig Vorkommen und Verbreitung der betreffenden Pflanzen sich vom Chlornatrium - Gehalt des Bodens beherrscht zeigen, das hat selbst von den eifrigsten Verfechtern der physikalischen Standorts-Theorien niemals Jemand leugnen können.

Erst in den letzten zwanzig Jahren aber hat man sich eingehender mit den biologischen Verhältnissen der Salzpflanzen beschäftigt. Verschiedene Fragen wurden experimenteller Prüfung unterworfen, und besondere Aufmerksamkeit dabei naturgemäss den Unterschieden zugewandt, die hervortreten würden zwischen echten Halophyten und den Binnen-Gewächsen, welche in gewöhnlichem salzarmen Erdreiche wurzeln.

Eine grössere Anzahl solcher „Nicht-Halophyten“ behandelte Schimper[1]) mit Chlornatrium, und dabei ergaben sich Resultate, die das Fernbleiben der meisten Arten von salzgeschwängerten Localitäten unserem Verständniss um vieles näherten; überall zeigte sich schon bei mässigen Gaben eine Giftwirkung des Salzes: Die Assimilation lag darnieder, die Erzeugung von Kohlehydraten unterblieb, Wachsthum und Blüthenbildung hörten auf, und bei einem den einzelnen Arten specifischen Concentrations-Grade erfolgte durch Absterben des Laubes der Tod der Versuchs-Pflanzen.

Eine weitere Prüfung dieses Vergiftungsprocesses unternahm dann Stahl[2]), der bei Beobachtung des gesammten Krankheitsbildes namentlich den Assimilations-Organen der betroffenen Gewächse

1) Indomalayische Strandflora. Jena 1891.

2) Botanische Zeitung 1894, p. 117—145.

sein Studium widmete. An einer grösseren Reihe von Versuchen trat ihm als eine der ersten Folgen des Chorid-Genusses allgemein ein vollständiger Verschluss der Spaltöffnungen entgegen und eine dauernde Schädigung des gesammten stomatären Apparates. „Wiederöffnung der Stomata trat bei diesen Pflanzen auch dann nicht ein, nachdem sie in sehr feuchter Atmosphäre mehrere Stunden lang der Sonne ausgesetzt geblieben waren“ (l. c., p. 134). Weiter liess sich diese Erscheinung noch auf eine Eigenthümlichkeit der Nebenzellen zurückführen, die sich besonders stark mit Chlornatrium beladen, so dass die Schliesszellen ihnen nicht mehr genügend Wasser entziehen können, um geöffnet zu bleiben.

Ob in allen Fällen nun wirklich das sonderbare Verhalten der Spaltöffnungen die erste Ursache ist für das Absterben gewöhnlicher Pflanzen auf Salzboden, das bedarf noch weiterer Aufhellung, zumal die thatsächlichen Angaben Stahl's nicht klar genug sind, um ein scharfes Bild der sich abspielenden Vorgänge zu gewähren.

Umgekehrt nun beruht das Gedeihen der Halophyten zunächst auf dem längst bekannten, aber nicht weiter erklärbaren Vorzug, erhebliche Salzmengen im Gewebe ohne Schaden vertragen zu können. Wie innig diese Fähigkeit, Chloride aufzuspeichern, d. h. noch über das osmotische Gleichgewicht hinaus in grösseren Quantiäten aufzunehmen, verknüpft ist mit der ganzen physiologischen Veranlagung, das hat Schimper bewiesen, indem er zeigte, wie innerhalb grosser Verwandtschaftskreise die Neigung dazu entweder überall zu Tage tritt oder aber bei keinem einzigen Gliede bemerkbar ist.

Nach dem Ergebniss der Stahl'schen Arbeiten knüpft sich das Leben der Salzpflanzen an ungestörtes Assimilations-Vermögen, dessen sie sich bei Chloridgenuss im Gegensatz zu allen anderen Gewächsen erfreuen. Welche Eigenthümlichkeiten die thatsächliche Immunität des Ernährungs-Systems bedingen, an dieser Frage hängt das ganze Problem der Halophyten-Biologie; mit ihrer Beantwortung wird auch die Structur der Halophyten verstanden sein.

„Erklärungen“ der Halophyten-Structur.

Es ist Schimper's Verdienst, die vor ihm niemals scharf definirte Eigenart des Salzpflanzen-Habitus als „xerophil“ deutlich bezeichnet zu haben. Denn was xerophile Structur bedeutet, ist

Jedermann geläufig, und man erfährt mit dem Worte sofort, die Halophyten setzen ihre Verdunstung herab. Geahnt hatte man dies freilich längst aus Analogie mit den Succulenten. Und die herrschende Meinung glaubte, der Salz-Reichthum des Bodenwassers erschwere die Versorgung der Gewebe mit Wasser; das mache jene sorgsame Regulirung der Ausgabe nothwendig, welche eben in der Structur gewährleistet sei. Schimper erkannte diese Lehre zuerst als unhaltbar. Im Gegentheil, die Verdunstung führe dem Zellsaft nach längst erreichtem osmotischen Gleichgewicht fortdauernd neue Chlorid-Theile zu, und so müsse eine transpirirende Pflanze jederzeit osmotisch kräftiger sein, als die Salzlösung, die sie dem Boden entnimmt. Das hierin nicht zu viel geschähe, darauf also käme es an. Und die Wirkung der xerophilen Structur gehe demgemäss dahin, durch Minderung der Transpiration den Saftstrom zu hemmen und so der Gefahr übergrosser, die Assimilation schädigender Salz-Anhäufung in den Blättern vorzubeugen.

Schimper's Auffassung ist meines Wissens in der Literatur nirgends einem Widerspruch begegnet; sie ist in die Lehrbücher übergegangen, und selbst Stahl (l. c., p. 137) findet diese mit seinen eigenen Ergebnissen kaum vereinbare biologische Erklärung „so einleuchtend“, dass ihm „von vornherein kein Grund vorhanden schien, deren volle Richtigkeit bezweifeln zu sollen“. An einer anderen Stelle (l. c., p. 139) zwar folgen einschränkend die Worte, die mancherlei von Schimper in den Vordergrund gestellten Schutzmittel kämen „jedenfalls erst in zweiter Linie in Betracht“, gleich darauf aber wieder „so wichtig sie auch sein mögen in der Wasser-Oekonomie der Halophyten, denen einerseits die Wasseraufnahme erschwert ist, während ihnen andererseits mit dem aufgenommenen Wasser immer neue Mengen von Salzen zufliessen, die, soweit jetzt bekannt ist, nur wenige Arten wieder aus ihrem Innern herauszuschaffen vermögen“.

Diesen letzten Zustimmungs-Passus kann man im Sinne Schimper's nicht recht tröstlich finden, denn von erschwerter Wasser-Aufnahme weiss er ja nichts, und mit dem Zufliessen immer neuer Mengen von Salzen ist gerade an den Punkt gerührt, der bei genauem Zusehen unsere Bedenken wecken muss.

Die Wurzelhaare vermögen nach allem, was wir wissen, nicht ein einziges Molekül Chlornatrium des Nährwassers dem Innern ihrer Zellen fernzuhalten. Denn wären sie dazu im Stande, wären sie also nur semipermeabel für die Salzlösung, so müsste ja das

ganze Problem als gegenstandslos und die fraglichen Erscheinungen als derzeit völlig unverständlich betrachtet werden. So aber leuchtet ein, dass bereits das Keimpflänzchen beispielsweise einer *Salicornia* genau so viel Chlornatrium in sich birgt als das Wasser, das ihm die Nahrung liefert. Ginge nun alles physikalisch weiter, so wäre natürlich eine Mehrung dieses Vorraths ausgeschlossen. Aber seit Wolf's[1]) Arbeiten ist bekannt, dass dem nicht so ist; dass die Störung des Concentrations-Gleichgewichtes durch die Verdunstung in Permanenz besteht und zu einer oft erheblichen Ansammlung von Salzen führen kann.

Darauf gründet sich ja Schimper's Erklärung, der die mechanische Zufuhr von Salz durch einen trägen Transpirationsstrom genügend eingeschränkt glaubt, um die Anhäufung allzeit unter dem schädlichen Grade zu halten.

Diese Vorstellung ist eine rein hypothetische; rechnerisch lässt sie sich weder beweisen noch widerlegen. Wenn nach Erreichung gleicher Concentration in Nährlösung und Pflanze noch weiterhin die gesammte Salzmenge der Nährlösung aufgenommen werden könnte, so würde man leicht und formelmässig verfolgen können, wie sich der Chlorid-Gehalt der Bodenlösung in den Zellen allmählich vervielfachen müsste. Doch dies ist sicher nicht der Fall, und für die thatsächlichen Verhältnisse wäre also vor allem zu erfahren wichtig, welche Chloridmengen mit dem Transpirationsstrom in der Zeiteinheit der Pflanze zufallen. Damit erst besässe man Grundlagen sich vorzustellen, welche Summen auf diese Weise gebildet werden könnten. Eine experimentelle Entscheidung halte ich für ausgeschlossen aus später klar werdenden Gründen, die mir auch meine Stellung zur Schimper'schen Theorie vorschreiben: Die Function der Succulenten-Structur erblicke ich zwar ebenfalls in einer Herabsetzung des Gasverkehres. Denn die von Stahl an kultivirten Salzpflanzen beobachtete Unbeweglichkeit des stomatären Apparates hat an gesunden Exemplaren in freier Natur ebenso wenig statt[2]), wie die von ihm angenommenen hohen Transpirations-Werthe. An anderer Stelle[3]) habe ich darüber bereits kurz gesprochen und bin überzeugt, dass in der That eine Hemmung des Gasaustausches

1) Landwirthschaftl. Vers.-Stat. Chemnitz 1864, p. 230.

2) Rosenberg in Öfvers. at K. Vetensk.-Akad. Förhandl., Stockholm 1897, No. 9, p. 531—549.

3) Diels, Referat über Rosenberg's Arbeit in Botan. Centralbl. 1898.

vorliegt. Aber die dadurch gewonnene Einschränkung der Verdunstung vermag ich nicht für genügend zu erachten, um den Zellsaft dauernd unter dem kritischen Concentrations-Grade zu halten.

Zur Begründung meines Zweifels habe ich auf das Verhalten der Salzpflanzen zu den aufgenommenen Chloriden einzugehen.

Entchlorung der Halophyten.

Die Halophyten leben zum Theil an Standorten, wo die ihnen zu Gebote stehende Lösung an Concentration das Meerwasser erreicht oder übertrifft. Es ist oben gezeigt worden, dass wir nicht wissen und kaum jemals allgemein gültig werden feststellen können, in welcher Stufenfolge unter solchen Verhältnissen der Chlorgehalt des Zellsaftes in transpirirenden Pflanzen steigen muss. Sicher gilt bisher nur, dass er sich steigern müsse, und Schimper geht wie alle anderen Autoren von der unwidersprochenen Annahme aus, es könne eine Befreiung des Zellsaftes von Salz nirgends stattfinden. Oder wenigstens nur in ganz vereinzelten Fällen, wie etwa bei jenen halophilen Bewohnern der nordafrikanischen Wüste, über die wir Volken's[1]) Untersuchungen Aufschluss verdanken. Er fand dort bei *Cressa cretica* und an einigen Tamaricaceen das Laub bedeckt von hygroskopischen Salzkrusten, welche sie durch besondere Drüsen aus ihrem Körper ausscheiden.

Von dieser mehr mechanischen Entfernungsweise abgesehen, nehme ich für die meisten (alle?) Halophyten die Fähigkeit in Anspruch, mit irgend welchen Mitteln die Chloride in ihrem Innern zum Theil durch Zersetzung unschädlich zu machen.

Zur Stütze meiner Ansicht bringe ich zunächst Analysen, die mir einige Salzpflanzen auf Norderney im August 1897 lieferten. Ich führe die aus der Asche gewonnenen Mengen als Chlor-Natrium, denn die Procente der anderen Halogen-Verbindungen sind minimal.

I. *Cakile maritima*, Exemplar von den äussersten Dünen des Norder-Strandes, untersucht 11 Uhr a. m.: 5 g Blätter verbrauchen 10,8 ccm $^1/_{10}$ Normal-Silber, enthalten also 1,2 % NaCl.

---

1) Flora der ägypt.-arab. Wüste, Berlin 1887, p. 27.

II. Ein Exemplar aus unmittelbarer Nachbarschaft von I. wird ausgegraben und in destillirtem Wasser weiter kultivirt. Nach 5 Tagen untersucht, verbrauchen 5 g Blätter 3,42 ccm $^1/_{10}$ Normalsilber, enthalten also 0,39 % NaCl.

Eingehender wurde *Salicornia herbacea* geprüft. Ich entnahm drei Exemplare, in unmittelbarer Nachbarschaft nebeneinander wachsend, annähernd gleich gross und durch Entfernung einiger Seitenäste etc. sämmtlich auf ein Gewicht von 6,420 g gebracht. Direct neben ihrem Standort auf den sogenannten „Polderweiden“ am Süder-Strande Norderney's befindet sich ein Graben, der in ständiger Communication mit dem Wattenmeere steht. Sein Wasser enthielt nach einer von mir gleichzeitig entnommenen Probe damals 2,6 % NaCl.

Die Titrirung eines ersten der genannten Exemplare verlangte 35,5 ccm $^1/_{10}$ Normalsilber, was einem NaCl-Gehalt von 3,2 % entspricht.

Für die rechte Würdigung des Folgenden nun verdient die Thatsache Beachtung, dass eine gleich (6,420 g) schwere Pflanze von den selben Polderweiden, doch einer weniger (vielleicht um 300 m) peripherisch gelegenen Stelle, bei der Titration einen nahezu identischen Chlornatrium-Werth ergab. Es wird damit die Annahme statthaft, dass die individuellen Schwankungen im Salzgehalte bei den Salicornien jener Weiden keine bedeutenden Werthe erreichen dürften.

Um so auffallender waren die Versuchs-Resultate bei den beiden anderen Exemplaren der erst genannten Partie. Eines davon (a) wurde nach sorgfältigster Reinigung der Wurzeln in einem schmalhalsigen Gefässe mit Norderneyer Leitungswasser beschickt, dessen Salzgehalt sich auf 0,09 % NaCl feststellen liess. Das andere (b) erhielt unter sonst gleichen Bedingungen (untersucht chlorfreies!) destillirtes Wasser. Beide, 6 Tage in den Gefässen belassen, vegetirten bei einer Durchschnitts-Temperatur von 20° an einem nach Ost gerichteten Fenster. Die Ergebnisse der Titrirung am siebenten Tage waren folgende:

a) 6,42 g brauchten 30,6 ccm N.-Silb. = 2,8 % NaCl
b) 6,42 g „ 28,15 „ „ = 2,5 % NaCl

Somit berechnet sich die Abnahme des Chlorgehaltes innerhalb einer Woche bei a) auf 12,5 %, bei b) auf 21,87 %. Aus der Differenz zwischen beiden erhellt auf's deutlichste, wie die Grösse

dieser Abnahme abhängig ist von den Versuchs-Bedingungen: Es stellt bei a) sich in interessanter Weise dar, in welchem Grade die geringe, aus dem schwachsalzigen Nährwasser aufgenommene Salzmenge die Entchlorung des Objectes beeinträchtigt hat.

Zur Sicherung der gewonnenen Ergebnisse setzte ich in Berlin dieselben Experimente in erweitertem Umfange fort. Ein reichhaltiges *Salicornia*-Material dazu aus der Gegend von Artern i. Th. war Herr Salinensecretär Kappel so liebenswürdig, mir auf meine Bitte zur Verfügung zu stellen. Die Pflanzen waren sammt einem sehr ansehnlichen Erdballen ausgestochen und bei ihrer Ankunft in tadelloser Condition. Ich erfülle eine willkommene Pflicht, Herrn Kappel auch an dieser Stelle meinen Dank für die bereitwillige Unterstützung meiner Arbeiten auszusprechen.

Herr Kappel theilte mir ausführliche Angaben über die Provenienz der Sendung mit, die vier verschiedenen Plätzen entnommen war und in ebenso vielen morphologisch recht abweichenden Formen vorlag. Die unterschiedlichsten davon sind:

1. Kleine, stark geröthete Pflänzchen, 1 bis höchstens 5 cm hoch, gesammelt etwa 3 m vom „Soolgraben“ entfernt.
2. Grosse bis 30 cm hohe Pflanzen, fast rein grün, gesammelt etwa 200 m von Stelle 1, und vom Soolgraben ungefähr 25 m entfernt.

Von diesen beiden Formen untersuchte ich mehrere Partien gleichen Gewichtes sofort nach der Ankunft. Die grössere Masse des Materiales jedoch entfernte ich aus dem Substrate, unter möglichster Schonung des Wurzelwerkes, und brachte gleich schwere Portionen davon in Kulturgefässe, die mit destillirtem Wasser beschickt waren. In bestimmten Zeiträumen gelangten äquivalente Portionen zur chemischen Untersuchung. Dabei erwiesen sich die letzten Exemplare noch am zwölften Tage so lebenskräftig, dass das gesammte Versuchsmaterial als völlig normal betrachtet werden darf. Die Titration der Asche auf Chloride mit $^1/_{10}$ Normalsilber ergab folgende Resultate:

I. Rothe *Salicornia*, 3 m vom Soolgraben[1]) entnommen.

---

1) Nach amtlichen Angaben enthält die Arterner Saline 2,587 % NaCl, 0,026 % KCl, 0,067 % MgCl. Damit in Einklang zeigte sich das Bodenwasser meiner Versuchspflanzen bei einer Analyse mit einem Chloridgehalt von 2,92 % behaftet.



Am Tage der Ankunft wurden nach sorgfältiger Reinigung der Wurzeln drei Portionen zu je 6,42 g verascht und auf Chlorid geprüft. Es verbrauchten $^1/_{10}$ Normalsilber: a) 56,87, b) 56,56, c) 56,79 ccm, was für den Durchschnitt den sehr beträchtlichen Gehalt von 5,17 % Chloriden ergiebt, und gleichzeitig wiederum ganz schlagend beweist, wie gering an gleichem Standorte die individuellen Schwankungen im Salzgehalte sein müssen.

Die Analysen der in destillirtem Wasser kultivirten Exemplare lieferten nun successive folgende Werthe:

Datum Sept. 1897	Chloride %	Procente des Anfangs-Gehaltes
15	5,17	
17	4,31	81,4
19	4,05	78,1
21	3,69	71,4
23	3,57	69,1
25	3,38	65,3
27	3,29	63,8

Einige Pflanzen waren während dieser Periode im ursprünglichen Substrate belassen worden. Am 26. September wurden von ihnen 6,42 g auf Chloride untersucht und verbrauchten 56,47 ccm $^1/_{10}$ N.-Silb. Der Chloridgehalt also, 5,15 %, erwies sich gegen das Anfangs-Stadium völlig ungeändert.

II. Grüne *Salicornia*. Diese vom Soolgraben acht mal weiter entfernt gewachsenen Exemplare fanden sich weniger salzhaltig; indem die Anfangs-Portion nur 4,23 % Chloride enthielt. Damit hängt offenbar zusammen ihr vegetativ üppigeres Wachsthum (s. o.), die etwas geminderte Succulenz. Das Sinken des Salzgehaltes vollzog sich hier in folgenden Stufen:

Datum Sept 1897	Chloride %	Procente des Anfangs-Gehaltes
15	4,23	
19	4,04	95,5
22	3,50	82.8
25	3,39	80,1

Da mir von letzterer Form nicht so viel Material zu Gebote stand wie von der rothen, so lege ich auf diese Reihe geringeren Werth, obgleich sie ebenfalls interessante Resultate enthält, die, allgemeine Giltigkeit vorausgesetzt, nicht ohne Wichtigkeit wären.

Die Consequenzen dieser Versuche beanspruchen keine langwierigen Erörterungen. Es wird ausreichen, ihre Hauptergebnisse in wenige Sätze zu fassen.

Bei allen Versuchs-Pflanzen findet eine Entfernung des Chlorides aus dem Gewebe bei sämmtlichen in reinem Wasser kultivirten, von der Salzzufuhr also abgeschnittenen Exemplaren statt. Grad und Dauer dieses Processes wechseln stark. *Cakile* führt am 5. Tage nur noch 32,5 % des anfänglichen Salzgehaltes, die rothe *Salicornia* aus Artern am 7. Tage etwa noch 70 %, die *Salicornia* von Norderney 78 %, die grüne von Artern sogar 82 %. Aber bei *Salicornia* wurde festgestellt, dass die Abnahme unaufhaltsam Fortgang nahm: am Ende einer 12tägigen Operations-Periode hatte sich der Chloridgehalt der rothen *Salicornia* auf 63 % gesenkt.

Bei den drei Salicornien zeigte sich die xerophilst ausbildete Form am intensivsten im Salzgehalt geschwächt, danach folgte die mittlere (von Norderney), und die ihr ähnliche noch weniger xerophile ergab die geringste Abnahme. Schwach salzhaltiges Nährwasser vermochte den Entchlorungsprocess etwas zu verzögern.

Endlich liegt eine mittelbare Bekräftigung aller gewonnenen Resultate in dem S. 316 geschilderten Verhalten einer dauernd unter den ursprünglichen Bedingungen verbliebenen Partie: Die Analyse nach Ablauf der zwölf Tage erwies eine überraschende Constanz des Chlorid-Gehaltes und lässt deshalb schliessen, dass die nothwendig von ihr eingenommenen Chloridmengen anderweit wieder durch Entfernung getilgt wurden, sodass die Gesammtmenge stets annähernd die gleiche bleiben musste.

Es fragt sich jetzt, welchen Weg die verschwundenen Chloridmengen genommen haben. Zunächst wäre vielleicht denkbar, unter den veränderten Kultur-Verhältnissen sei ein Ausgleich ermöglicht zwischen salzloser Nährflüssigkeit und dem starksalzigen Zellsaft. Wahrscheinlich aber wäre es schon an sich nicht, denn wie Wolf[1]) bereits 1865 durch seine grundlegenden Experimente festgestellt hat, findet „ein Rückgehen mineralischer Salze an destillirtes Wasser aus den Pflanzen durch lebende Pflanzenwurzeln, welche mit Salz

1) Landwirthschaftl. Vers.-Stat. VII, p. 209, 211.

beladen sind, nicht statt.“ Es liess sich auch für unsere Versuchsobjecte leicht die Giltigkeit dieser normalen Regel bestätigen durch Analyse des rückständigen Wassers nach Herausnahme der Pflanze. Dabei fand sich nur ganz geringe Salzanreicherung: Von *Salicornia* enthielten am 1. Tage 1 ccm Saft 0,034 Cl, am 7. Tage 0,023 Cl; wäre nun die Differenz, 0,011 Cl, in das anfangs reine Nährwasser diffundirt, so hätten sie dort gefunden werden müssen. Statt dessen liessen sich pro 1 ccm nur 0,000355 Cl, d. h. gerade $^1/_{30}$ der geforderten Menge darin nachweisen. Dass überhaupt Chlor vorhanden war, erklärt sich von selbst aus der Schwierigkeit, das Wurzelwerk der Objecte von anhaftenden Salztheilchen und salzhaltigen, später absterbenden Mikroorganismen absolut zu befreien.

Aus Allem geht hervor, dass eine Zersetzung des Chlorides stattgefunden hat: das Chlor muss aus den Geweben entfernt und in die äussere Umgebung übergegangen sein, aber in einer wenig dauerhaften Verbindung, die mir näher zu definiren nicht gelungen ist.

Zersetzung der Chloride in den Halophyten.

Die Abnahme des Chlorid-Gehaltes der in destillirtem Wasser kultivirten Salzpflanzen beruht, wie im vorigen Abschnitt auseinander gesetzt wurde, wahrscheinlich auf Zersetzung. Zur Gewinnung eines näheren Einblickes musste sich meine Aufmerksamkeit naturgemäss den Säure-Verhältnissen des Halophyten-Körpers zuwenden. Daraufhin gelang es mir bald, eine bedeutende Production von Apfelsäure[1]) aufzudecken. Im freien Zustande zwar ist sie meist nur in geringer Menge vorhanden. Von mehreren Strandpflanzen habe ich die Acidität in Norderney geprüft und dabei folgende Werthe ermittelt:

Zur Neutralisation von 1 g Blattsubstanz waren nothwendig ccm $^1/_{10}$ Normal-Kali bei

Cakile maritima	0,53—0,57
Plantago maritima . . .	0,90—1,35
Honckenya peploides . .	0,87—0,92

Alle diese Zahlen bleiben weit zurück hinter den Mengen freier Oxalsäure, wie sie bekannte Beispiele aufzuweisen haben. Und *Salicornia* z. B. zeigt in seinem Säuregehalt noch erheblich geringere Beträge als obige Strandpflanzen.

---

1) Bezw. einer Isomeren. — Vergl. Aberson in Ber. d. Deutsch. Chem. Gesellsch. 1898, p. 1432 ff.

Die Messung der absoluten Quantität freier Säure ist bei den Halophyten wegen der Anreicherung mit Chloriden ausserordentlich umständlich. Ich habe daher auf genaue Untersuchung hier verzichtet, zumal die freie Säure von geringer Bedeutung ist gegenüber den ansehnlichen Mengen von Malaten, die alle Halophyten auszeichnen, welche ich der Analyse unterwarf *(Salicornia, Honckenya, Cakile maritima, Eryngium maritimum).*

Bei *Salicornia* z. B. schwanken die Gewichtsmengen der nach bekannter Methode erhältlichen Malate in folgendem Ausmaasse:
Rothe *Salicornia* pro 1 g Substanz in Frischgewicht 0,013—0,023
Grüne „ „ 1 „ „ „ „ 0,006—0,011

Die auftretenden Differenzen erklären sich einfach durch den Umstand, dass während der Versuchs-Periode (September 1897) die Beleuchtung bei veränderlichem Wetter häufigem Wechsel unterworfen war. Beachtung aber verdient der überall gewahrte Gegensatz der beiden *Salicornia*-Formen; die grüne enthält im Durchschnitt nur halb so viel Malat als die rothe, auf salzreicherem Boden erwachsene Form. Von letzterer bergen äquivalente Mengen unter Umständen fast ebenso viel Malat in ihren Geweben als eine erwachsene Rosette von *Sempervivum* [1 g 0,024 Malat][1]).

An welches Metall die Apfelsäure bei den Halophyten ursprünglich gebunden ist, entzieht sich zunächst der Beurtheilung. Wenn sie in den Salzpflanzen betheiligt wäre an der Zersetzung des Chlorids, so würde es sich zunächst um den Nachweis des Natronsalzes handeln. Aber dessen ausserordentliche Löslichkeit macht seine quantitative Messung fast unausführbar. Doch scheint es in der That oft vorhanden zu sein. Denn an den Norderneyer Exemplaren fiel erst nach Behandlung des alkoholischen Zellsaftes mit Chlorcalcium ein Niederschlag von Calciummalat aus. Aus den Pflanzen von Artern dagegen schlug der Alkohol sofort das Kalksalz nieder, sodass das primär zu vermuthende Natriummalat bereits an Ort und Stelle weiter umgesetzt und die Säure an Calcium überzugehen scheint. Diese Verschiedenheiten hängen wohl mit abweichendem Kalkgehalt der betreffenden Standorte zusammen, über die mir jedoch keine näheren Daten verfügbar waren.

Was ich über die Wirkung äusserer Einflüsse auf die Production des Calciummalates in der Pflanze beobachtete,

1) Nach G. Kraus, Ueber den Stoffwechsel bei den Crassulaceen. Abhandl. d. Naturf. Gesellsch. Halle XVI (1886), p. 8.

steht im Wesentlichen mit den Kraus'schen Ergebnissen in Einklang. Doch da ein näheres Eingehen auf das Verhalten der Säure und ihrer Derivate nicht im Plane meiner Untersuchung lag, unterlasse ich einstweilen, diesen Fällen näher zu treten.

Der Säure-Reichthum der Halophyten kann nach den Untersuchungen von Kraus u. A. nicht überraschen. Ihr gehemmter Gasaustausch bringt, wie von *Aloë*, *Crassulaceen* u. a. längst bekannt, eine theilweise unvollkommene Verbrennung der Kohlehydrate mit sich und führt dadurch zur Entstehung grösserer Säuremassen, welche in den Dienst des Stoffwechsels zu treten geeignet sind.

Wenn wir fragen, welcher Art bei den Halophyten diese Betheiligung am Stoffwechsel sei, betreten wir ein Feld von vorläufig höchst problematischer Natur. Theoretisch einleuchtend, und durch meine Befunde auch einigermassen gestützt, wäre zunächst die Bildung von Natriummalat. Durch seine diosmotische Entfernung aus der Zelle wäre die dauernde Fortführung der Reaction gewährleistet[1]). Aber es ist ausgeschlossen, in quantitativer Hinsicht diesen Process zu verfolgen. Man kann zwar für die Chloridlösung den Betrag ihrer Dissociation hinreichend scharf bestimmen. Dagegen kennen wir nicht den Verdünnungsgrad der Apfelsäure in den Gewebezellen, und sind daher ihre Dissociation zu beurtheilen ausser Stande. So muss es uns unbekannt bleiben, wie sich die beiden vorliegenden Säuren in die Base des Chlorides theilen, und damit entgeht uns der unentbehrlichste Anhaltspunkt, theoretisch zu entscheiden, ob die gesammten oben mitgetheilten Chlor-Abgänge dem Eingreifen der Säure zugeschrieben werden können oder nicht.

Qualitativ ist die Realität des Vorganges über jeden Zweifel erhaben; davon überzeugt man sich in einer mit Apfelsäure behandelten Chlornatrium-Lösung leicht durch Auftreten von freier Salzsäure, mittelst Umfärbung des Methyl-Violetts oder durch Röthung des Günsburg'schen Reagens. Auch ist ja sonst Zersetzung von Chloriden unter Auftreten von Säure in der Pflanze bereits mehrfach beobachtet[2]). Entsprechend zeigte sich an meinen Kulturen ebenfalls schwach sauerer Charakter des destillirten Nährwassers; aber es gelang mir mit den bisher üblichen Reagentien nirgends, Salzsäure nachzuweisen. Weiteren Untersuchungen bleibt es vor-

---

1) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., I, p. 107 und sonst.

2) Vergl. Biedermann, Landwirthschaftl. Vers.-Stat., IX (1867), p. 312 und dazu Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., I, p. 114.

behalten, den Verbleib des Chlors genauer zu ermitteln, was der Analyse möglicher Weise bei Complicationen im Pflanzenleibe selbst sehr erhebliche Schwierigkeiten bereiten könnte.

Bei diesem Bestande an thatsächlichen Kenntnissen und Unkenntnissen kann ich über den Gang der Stoffwechsel nur Vermuthungen äussern. Ich bin geneigt, der Säure der Halophyten die Wirkung zuzuschreiben, nach Erreichung einer gewissen Salzconcentration eine den hinzutretenden Ueberschüssen äquivalente Menge von Chlorid zu zertrümmern, das Metall zu binden und das Chlor in leichter fortzuschaffende Formen umzusetzen. Im Einklang mit dieser Vorstellung zeigt sich an dem von mir zusammengebrachten Materiale in aller Klarheit, dass mit steigendem Salzgehalt des Standortes auch die verfügbare Säuremenge anwächst, da das xeromorphe Wesen der Pflanzen sich schärfer ausprägt. Gleichzeitig auch nimmt mit dieser Säuremehrung der Zellsaft des Chlorenchyms jene röthliche Farbe an, welche überall auf den Salztriften des Binnenlandes wie draussen am Saume des Wattenmeeres die Stellen bezeichnet, wo das Erdreich am meisten Salz in seinem Schosse birgt. Und wenn Kraus[1]) gezeigt hat, dass umgekehrt im rothen Lichte die Bildung der Säure befördert wird, so hätten wir hier zwei verkettete Processe vor uns, welche sich wechselseitig begünstigend eine vom Gesammtwohl geforderte Wirksamkeit entfalteten.

In interessanter Beleuchtung endlich erscheint der vielumstrittene Bau des Halophytenkörpers: es ist die in seiner Structur gegebene Beschränkung des Gasverkehres, welche die Pflanze in Stand setzt, der gesteigerten Salzzufuhr gegenüber eine entsprechend gestärkte Säuremenge ins Feld zu führen.

Zusammenfassung.

Meine Resultate lege ich in folgenden Sätzen nieder:

1. Die Salzanhäufung der Halophyten erfolgt nach Maassgabe ihrer Verdunstung.
2. Die von Stahl an Kultur-Exemplaren beobachtete Lähmung des stomatären Apparates besteht an gesunden Exemplaren natürlicher Standorte nirgends. Dadurch werden

1) G. Kraus, l. c., p. 61 f.

seine Versuche hinfällig, aus dem Mangel des Spaltenschlusses die Epharmose der Halophyten erklären zu wollen.

3. Schimper schreibt dem xeromorphen, Transpiration beschränkenden Bau der Halophyten ausreichende Fähigkeit zu, um gefährliche Concentration der Chloridlösungen innerhalb der Gewebe dauernd zu verhindern. Ein Beweis dafür liegt nicht vor, gewichtige Thatsachen sprechen dagegen.
4. Denn in allen Halophyten findet fortwährend eine Zersetzung der Chloride statt, die nach Erreichung eines bestimmten Concentrations-Zustandes quantitativ den zuströmenden Ueberschüssen die Wage hält.
5. Sie ist ermöglicht durch die den Gasaustausch hemmende Structur der Halophyten (s. u. 8) und dauert daher auch fort nach Unterbindung des die Wurzeln versorgenden Salzzuflusses.
6. So lässt sich bei Kultur der Pflanze in destillirtem Wasser eine stetige Abnahme an Chlorid constatiren.
7. Der Chemismus dieses Processes ist noch nicht aufgeklärt. Vielleicht tritt in der dissociirten Chlorid-Lösung zum Theil das Metall an die bei gehindertem Gasverkehr reichlich entstehende Apfelsäure, während das Chlor zunächst wohl mit Wasserstoff sich verbindet und durch die (sauer reagirenden!) Wurzelausscheidungen nach aussen gelangt.
   Hier haben weitere Untersuchungen einzusetzen.
8. Die nothwendige Säuremenge wird bei den meisten Pflanzen nur durch xeromorphe Structur erreichbar, so dass nur xeromorph gebaute Gewächse das Leben an Salzstellen vertragen.
9. Je salzreicher der Standort, um so ausgesprochener ist die transpirationsfeindliche Richtung der Organisation.
10. In extremen Fällen zeigen sich die Chlorenchymzellen mit einem bei hoher Acidität gerötheten Zellsaft erfüllt, dessen Farbe ihrerseits eine Förderung der Säure-Erzeugung in sich schliesst.

Ueber einige dem phytostatischen Gesetze unterliegende Fälle von Verzweigung.

Von

L. J. Čelakovský.

Mit Tafel III.

Schon vor 22 Jahren habe ich in den Sitzungsberichten der böhm. Gesellschaft d. Wiss. in einer Arbeit: „Ueber terminale Ausgliederungen" (1876) das phytostatische Gesetz der zeitlich-räumlichen Verkehrung aufgestellt, welches ich also formulirte: „Bei jeder Verzweigung im weitesten Sinne des Wortes wächst der kräftigere Zweig von Anfang an terminal, der schwächere lateral, zwei völlig gleiche Zweige aber unter demselben Winkel zum Verzweigungsstamme geneigt. Jedes Gebilde kann aber einmal als der stärkere, ein anderes Mal als der schwächere oder als gleichstarker Zweig auftreten, woraus folgt, dass die terminale oder laterale Stellung von der morphologischen Dignität der Zweige ganz unabhängig ist."

Dieses Gesetz hat aber seither keine Beachtung und Anwendung in der Morphologie gefunden, z. Th. vielleicht darum, weil es der entwickelungsgeschichtlichen Doctrin nicht passt. Da dürfte es an der Zeit sein, dieses Gesetz an einer Reihe von Beispielen eindringlich nachzuweisen. Ich wähle hier solche Beispiele, welche das Verhältniss der Achselknospe zur Terminalknospe eines Sprosses betreffen. In der Anwendung auf diese hat das Gesetz folgenden Inhalt.

Gewöhnlich ist die Anlage der Achselknope weit schwächer als der Achsenscheitel oder Vegetationspunkt des Muttersprosses. Im vegetativen Bereiche entsteht sie zumeist in der Achsel einer tiefer stehenden Blattanlage, in Inflorescenzen aber ziemlich regelmässig in der des obersten Blattes, natürlich seitlich unter dem terminalen Vegetationspunkt, von dem sie nur den kleineren tieferen Theil

verbraucht (Fig. 1, Taf. III, wo wie in den folgenden Figuren 2—4 *v* der Vegetationspunkt, *a* der Achselspross, *b* dessen Tragblatt, *b*¹ ein vorausgehendes knospenloses Blatt). Nun kann aber die Achselknospe die Hälfte des bisherigen Achsenscheitel verbrauchen, welcher nunmehr in abgelenkter Richtung und gleichzeitig mit dem Wachsthum des Achselsprosses fortwächst. Dieser erscheint zu der bisherigen Wachsthumsrichtung des Muttersprosses unter demselben Winkel geneigt, wie die Fortsetzung des Muttersprosses und bildet mit ihr eine Dichotomie (Fig. 2, Taf. III). Er unterscheidet sich von ihr in der Anlage nur durch die Gegenwart des darunter stehenden Tragblattes. Beispiele solcher Dichotomien in Inflorescenzen hat besonders Warming nach seinen schönen entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen in dem Werke „Forgreningsforhold hos Fanerogamerne" (Recherches sur la ramification, 1872) mehrfach zur Kenntniss gebracht. Wenn aber die Anlage des Achselsprosses die des abgelenkten, abgeschwächten Vegetationspunktes ihres Muttersprosses an Kräftigkeit noch übertrifft, so entsteht jene immer mehr aufgerichtet, je mehr dies der Fall ist, und der Rest des Achsenscheitels wird immer mehr von der bisherigen Längsachse des ganzen Sprosses abgelenkt (Fig. 3, Taf. III). So kann es kommen, dass im äussersten Falle der Achselspross den ganzen Gipfeltheil des Achsenvegetationspunktes verbraucht; er wird dann in der früheren Richtung des Muttersprosses emporwachsen, der kleine Rest des früheren Vegetationspunktes wird dann unter der terminal gewordenen Achselknospe seitlich und verspätet hervorsprossen (Fig. 4, Taf. III). Für die unmittelbare Beobachtung der Entwickelungsweise wird die terminale Achselknospe von einer echten Terminalknospe nicht zu unterscheiden sein, die Achsel des Blattes *b* wird knospenlos zu sein scheinen (wenn nicht etwa eine seriale Beiknospe in derselben gebildet wird), und der seitlich hervorwachsende, abgeschwächte Vegetationspunkt *v* wird das Ansehen eines neuen seitlichen Zweiges haben. Der Genetiker, der die Entwickelungsgeschichte zur alleinigen Richtschnur seiner Auffassung gemacht hat, wird letzteren entweder als „extraaxillären Spross" auffassen, oder auch, wenn derselbe dicht über dem darunter stehenden und knospenlosen Blatt *b*¹ einer distichen Blattstellung sich befindet, ihn als Achselknospe dieses Blattes betrachten. Beides ist denn auch bereits geschehen.

Dass die terminale Stellung eines Achselsprosses in Fig. 4 a priori möglich ist, kann doch nicht zweifelhaft sein, wenn man die ganze continuirliche Reihe der Veränderungen zufolge des

wechselnden Massen- und Kraftverhältnisses zwischen Muttersspross und Tochterspross in Betracht zieht. Es handelt sich nur darum, solche terminale Achselsprosse als thatsächlich existirend nachzuweisen. Manches ist in dieser Hinsicht bereits geschehen, so was den sympodialen Wuchs der Ampelideen und die Wickel der Borragineen betrifft, ohne aber durchgreifenden Erfolg zu erringen. Andere Fälle sind von Schumann in dessen an entwickelungsgeschichtlichen Beobachtungen reichem Buche: Untersuchungen über den Blüthenanschluss, 1890, nach ihrer Entwickelung untersucht und allerdings auch vom rein ontogenetischen Standpunkt beurtheilt worden. Das Walten des phytostatischen Gesetzes blieb aber in ihnen unerkannt. Ich werde nachstehend Schumann's Beobachtungen und theoretisches Raisonnement besonders berücksichtigen.

Die drei hauptsächlichsten, allerdings durch Uebergänge verbundenen Verzweigungstypen (Fig. 1, 2, 4) haben bisher keine passende, einheitliche Benennung erhalten. Der Terminus Monopodium, monopodial verzweigtes System, ist zweideutig: man versteht darunter einen Spross, der Seitenzweige nach Typus 1 erzeugt, aber auch, rein nach dem entwickelungsgeschichtlichen Anschein, ein nach Typus 4 gebildetes Sprosssystem (eine Sprosskette). Auch lässt sich eine durch seitliche Sprossanlage sich aufbauende Wickel z. B. nicht als monopodial bezeichnen, da sie doch aus vielen Sprossmonopodien besteht. Warming nannte ein nach dem Typus 4 aufgebautes Sprosssystem, welches er bereits 1872 richtig beurtheilt hat[1]), (bei Wickeln) ein Pseudomonopodium. Das wäre richtig, wenn man nur den einfachen, lateral und axillär verzweigten Spross ein Monopodium nennt, was eben nicht allgemein angenommen ist. Ich habe in den „terminalen Angliederungen“ eine durch laterale Sprossung sich verzweigende Wickel pleiopodial und eine nach Typus 4 aufgebaute monopodial genannt, was auch in mehrfacher Beziehung anfechtbar war. Ich lasse jetzt den Terminus Monopodium gänzlich fallen und werde nachstehend eine Verzweigung nach Typus Fig. 1 pleuroblastisch, nach Typus Fig. 4 aber akroblastisch nennen. Statt dichotom gebrauche ich wenigstens in dem Falle den analogen Ausdruck dichoblastisch, wenn die wiederholte Dichotomie alsbald in ein Sympodium ausgeht, welches zwar

---

1) Recherches sur la ramification des Phanerogames. Resumé des dänischen Textes, 1872.

durch dichotome Sprossung entstanden ist, aber nichts Dichotomes mehr sehen lässt.

Dasselbe Sprosssystem, derselbe Blüthenstand kann sich je nach dem Kräftigkeitsverhältniss, selbst bei derselben Pflanze oder bei nahe verwandten, entweder pleuroblastisch oder akroblastisch, oder intermediär dichoblastisch entwickeln.

1. Der Stamm der Ampelideen (*Vitis* und *Ampelopsis* besonders), über den schon so viel und so verschiedentlich geschrieben worden, wächst akroblastisch, nach dem Schema der Fig. 4, Taf. III; die kräftigen Achselsprosse werden in vielfacher Wiederholung terminal zu ihrem jeweiligen Muttersprosse angelegt und bilden ein vielgliedriges Sympodium, welches der Entwickelung nach ganz das Bild eines Monopodiums, d. h. eines einzigen, langwachsenden Sprosses mit vielen extraaxillären, blattgegenständigen Seitenzweigen (Ranken und Blüthenständen) darbietet. Der Genetiker muss, so lang er das phytostatische Gesetz nicht beachtet und an eine mögliche Täuschung durch die Entwickelungsgeschichte nicht zu glauben vermag, bei den Reben ein wirkliches Monopodium, worunter ein einziges Kaulom zu verstehen ist, mit wirklichen Seitenzweigen annehmen.

Von Bekennern der ontogenetischen Monopodialtheorie des Ampelideenwuchses sind zu nennen Nägeli, Sachs, Goebel, von den Vertheidigern der comparativen Sympodialtheorie Al. Braun, Eichler, O. Penzig[1]), E. Rathay[2]); auch ich habe einen Beitrag zur Sympodialtheorie geliefert[3]). Die Ersteren berufen sich auf die Entwickelungsgeschichte und auch darauf, dass der Stamm der Ampelideen auch im rankentragenden Theile distiche Laubblätter trägt, während die Achselknospen (Geize) mit zwei transversalen Blättern beginnen, von denen das erste ein Schuppenblatt ist. Die comparativen Morphologen beachten die mannigfachen Wachsthumsvariationen, welche zeigen, dass in dem Maasse, wie das Kraftverhältniss von Sympodialspross und Ranke sich ändert, auch die Stellung sich ändert, so zwar, dass die extraaxilläre, dem Blatt opponirte Stellung der Ranke in die terminale, die terminale des Sympodialsprosses in die laterale, deutlich axilläre, übergeht.

1) Nuovo giornale botanico italiano, Vol. XV, 1883.

2) Ueber die in Nieder-Oesterreich als „Gabler" oder Zwiewipfler bekannten Reben.

3) Neue Nachweise des sympodialen Aufbaues der Ampelideenstämme. Sitzungsber. d. k. böhm. Ges. d. Wiss., 12. Oct. 1883. Böhmisch mit deutschem Resumé.

Dies findet dann statt, wenn entweder die Ranke in einen kräftigeren (sympodialen) Laubtrieb sich ausbildet, oder wenn das Sympodium des Stammes in seinem Gipfeltheile rankenartig sich umbildet. Im ersteren Falle wird also der extraaxilläre, vegetativ umgebildete Rankentrieb terminal; oder, wenn er mit dem axillären Stammtrieb gleich stark ist, divergiren beide nach Art einer Dichotomie gleich stark von der vorausgehenden Wachsthumsrichtung, wobei sie unterhalb der Theilung oft eine bedeutende Strecke vereint gewachsen sind, daher erst hoch über dem, dem Rankenspross opponirten, Tragblatt sich trennen[1]).

Am Gipfel des rankenartig umgebildeten, immer schwächer werdenden Stammes von *Ampelopsis*[2]) erschienen die Ranken, die ebenfalls schwächlicher, meist schon ganz einfach wie Rankenarme aufgetreten waren, immer weniger abgelenkt, je schwächer und dünner die zugehörigen Sympodialglieder sich gebildet hatten, die zwei obersten waren zum Sympodialglied vollkommen terminal und der oberste Sympodialspross deutlich axillär zum Schuppenblatt des vorausgehenden, in die terminale Ranke ausgehenden Sprosses.

Man ersieht daraus, dass so wie am Sprossgipfel die Achselsprosse schwächer werden gegenüber der nun relativ kräftigeren und terminalen, sonst extraaxillären Ranke, sie auch deutlich lateral und axillär erscheinen. Die Sympodialsprosse einer Ranke von *Vitis* und *Ampelopsis* bilden gewöhnlich nur ein Schuppenblatt, was die Ablenkung der rankenförmigen Vegetationskegel der Sympodialsprosse auf die Gegenseite des Schuppenblattes durch den jeweiligen kräftigeren Achselspross ermöglicht. Die Ranke von *Vitis vinifera* hat gewöhnlich nur einen schwächeren Achselspross, daher die Ablenkung nur gering ist; auch findet man 3zinkige Ranken mit zwei opponirten Schuppenblättern[3]) und mit zwei Achselsprossen, zwischen denen die Fortsetzung des Primärsprosses ganz unzweifelhaft terminal steht.

Denselben Wechsel der terminalen und lateralen Stellung beobachtete ich auch an den Blüthenstandsachsen von *Ampelopsis*, welche in der Achsel eines dem terminalen Blüthenstand vorausgehenden Laubblattes einen Inflorescenzzweig besitzen. Gewöhnlich, besonders wenn dieser Zweig recht kräftig ist, steht auch dieser

---

1) Siehe meine citirte Abhandlung Fig. 11 der beigegebenen Tafel.

2) l. c., Fig. 1.

3) l. c., Fig. 12 und 6.

Axillarzweig terminal zum voraufgehenden Internodium, und die eigentlich terminale Inflorescenz erscheint in seitliche, dem Laubblatt opponirte Lage abgelenkt. Wenn aber der Axillarzweig schwächlich entwickelt ist, so stellt sich die Gipfelinflorescenz de facto terminal, und der Achselzweig erscheint nicht nur seitlich, sondern auch über die Blattachsel auf der Achse der Terminalinflorescenz etwas emporgehoben[1]).

Das sind vollgiltige Beweise der sympodialen Zusammensetzung des Stammes der Ampelideen; das sind Thatsachen, welche zugleich das Verständniss der offenbar nach dem Gesetze der zeitlich-räumlichen Verkehrung abgeänderten Entwickelungsgeschichte ermöglichen, und welche den scheinbaren Widerspruch zwischen der Sympodialtheorie und der Entwickelungsgeschichte beseitigen. Die strengen Genetiker ignoriren oder unterschätzen bedeutend diese Beweise. So sagt A. Mann, aus Goebel's Schule, in seiner Inaugural-Dissertation[2]): „Der grosse Widerspruch zwischen der Theorie (Sympodialtheorie) und den (entwickelungsgeschichtlichen) Erscheinungen lässt nur eine Erklärung zu, dass die sympodiale Tendenz vor dem ersten Auftreten dieser Organanlagen zur Geltung kommt. Betreffs dieser Annahme gestatten wir uns nur die Bemerkung, dass wir, wenn wir unsere Erklärungen in einer allen realen Erscheinungen vorhergehenden Periode suchen, ein Gebiet betreten, wo Behauptungen ebenso leicht gemacht als schwer bewiesen werden können." Ich würde diesen Einwurf verstehen und auch würdigen können, wenn die Sympodialtheorie nur auf Grund einer hypothetischen Annahme oder Analogie aufgestellt worden wäre und nun sich vergeblich nach Beweisen für ihre Hypothese umsehen würde; aber ihre Beweise liegen nicht in weiter Vergangenheit, sondern in der thatsächlich zu beobachtenden Gegenwart; ihre Behauptung ist nicht nur nicht schwer zu beweisen, sondern sie ist schon bewiesen durch comparativ gewonnene Thatsachen, welche schwerer wiegen und entscheidender sind als die Entwickelungsgeschichte, weil sie unzweideutig sind, während die Ontogenie für sich allein eine zweifache Deutung zulässt, weil die terminale Stellung entweder ursprünglich oder secundär geworden sein kann. Wenn eingewendet würde, dass die obigen vergleichenden Beobachtungen nur im fertigen Zustand

---

1) l. c., Fig. 3 und 4.

2) Was bedeutet „Metamorphose" in der Botanik, 1894.

gemacht worden sind, dass mithin erst nachträglich Ablenkungen stattgefunden haben können, so verweise ich auf Warming's entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen, aus denen sich ergiebt, dass auch die Entwickelungsgeschichte der Weinstämme und ihrer Ranken nicht bei allen Ampelideen gleich ist. So hat Warming nachgewiesen, dass bei *Vitis vulpina* Achselknospe und Ranke fast durch eine dichotome Theilung des Stammscheitels hervorgehen (l. c. Tab. VI, Fig. 23), also nach dem Typus Fig. 2, Taf. III, weil dort der abgelenkte Achsenscheitel, die Ranke, und die Achselknospe in ihrer Kräftigkeit kaum differiren. Die Ranken von *Ampelopsis* verzweigen sich pleuroblastisch (l. c., Fig. 17), was am Gipfel derselben auch makroskopisch deutlich zu sehen ist[1]), die von *Vitis vulpina* gleich dem Stammscheitel dichoblastisch (l. c., Fig. 24, 27), weshalb eben die Ablenkung des Rankengipfels nur gering ist.

Bei *Ampelopsis* haben also die Ranken noch die pleuroblastische monobrachiale Verzweigung behalten, obzwar die Endtheile ihrer Sprosse wenigstens nachträglich zumeist von ihren kräftiger gewordenen Achselsprossen seitlich abgelenkt werden; aber die raschwüchsigen Stämme wachsen akroblastisch durch kräftige terminale Achselknospen; bei *Vitis* (*vulpina* wenigstens) ist die Verzweigung des Stammes wie der Ranken dichoblastisch geworden. Eine ältere Stammform wird die sympodiale Stammverzweigung und die Rankenverzweigung nach dem gewöhnlichen pleuroblastischen Typus gehabt haben. Das Letztere giebt auch Goebel[2]) zu, da er sagt: „Gewiss berechtigen uns Gründe der vergleichenden Morphologie dazu, die Weinreben für abgeleitet von einem ursprünglichen sympodialen Wuchs zu erklären, ihr jetziges Wachsthum aber, an das wir uns zunächst zu halten haben, ist ein monopodiales." — „Dabei ist im Auge zu behalten, dass geringfügige Wachsthumsänderungen dazu genügen, um aus dem ursprünglich sympodialen Wuchs einer Pflanze einen monopodialen hervorgehen zu lassen, eine Veränderung, die sich im Verlaufe der phylogenetischen Entwickelung auch bei *Vitis* vollzogen haben kann, nur dürfen wir einen solchen Vorgang uns nicht als bei der Ontogenie jedesmal vollzogen denken."

Das Letztere behauptet und meint ja Niemand. Alles Uebrige unterschreibt auch der comparative Morphologe, wenn man sich nur über das unglückselige Wort Monopodium vorher verständigt.

---

1) l. c., Fig. 2 und 5.

2) Vergleichende Entwickelungsgeschichte, 1883, p. 197.

Dieses Wort hat, wie schon erwähnt, einen doppelten Sinn; einmal bedeutet es morphologisch einen einfachen Spross, der Seitensprosse bildet, dann aber bedeutet es entwickelungsgeschichtlich einen Pflanzenkörper, der in derselben Richtung fortwächst und seitliche Sprossungen bildet. In letzterer Bedeutung muss es auch der comparative Morphologe, der die Entwickelungsgeschichte ja nicht ignoriren will, acceptiren. Das Quid pro quo, welches häufig, bona fide natürlich, bei diesem Worte mitunterläuft, indem die entwickelungsgeschichtliche Bedeutung mit der morphologischen vertauscht wird, kann der comparative Morphologe aber nicht gelten lassen. Denn aus einem (pleuroblastischen) Sympodium zahlreicher Sprosse kann durch eine geringfügige Wachsthumsänderung wohl ein entwickelungsgeschichtliches Monopodium (ein akroblastisches Sprosssystem nach Typus Fig. 4, Taf. III), aber nimmermehr ein morphologisches, ein einziger Spross werden, ausser es würde wirklich auf einen ersten Spross (dann mit terminaler Inflorescenz oder Ranke) reducirt, was bei den Weinreben nicht der Fall ist.

Wenn etwa ein „terminaler Achselspross“ Jemandem eine contradictio in adjecto zu sein scheint, so hat er zuerst den Begriff des Achselsprosses mittelst einer sehr allgemeinen, aber doch nicht vollständigen Induction mit dem Merkmal der Lateralität beladen; während doch die oben besprochenen Thatsachen im Verein mit der Entwickelungsgeschichte lehren, dass es auch terminale und durch Dichotomie entstehende Achselsprosse giebt, dass also das Merkmal der Lateralität für den Begriff des Achselsprosses nicht wesentlich ist. Dagegen hat doch Niemand etwas einzuwenden, dass ein lateral erzeugtes Glied, wenn es im Verlaufe der Entwickelung mächtiger wird als der Gipfeltheil seines Erzeugers, diesen in laterale Lage ablenkt und sich selbst an dessen Stelle terminal stellt; das ist ja der Morphologie vielfach bekannt (die Rankenverzweigung von *Ampelopsis* zeigt es z. B.). Ist es nun gar so schwer zu begreifen, dass der sonst lateral erzeugte schwächere Achselspross einmal gleich bei seinem Entstehen mächtiger auftreten und dann auch terminal sich erheben, und der abgeschwächte Gipfeltheil des Muttersprosses gleich anfangs lateral weiter wachsen kann? Es ist dies der kürzere und einfachere Weg, den die Entwickelung der Pflanze da einschlägt.

Was nun die Verschiedenheit des Sympodialsprosses vom lateralen kleinen Achselspross der Ampelideen betrifft, der am rankentragenden Knoten als Beispross des Sympodialsprosses auftritt, auf

welche sich besonders Nägeli berief, so ist auch diese leicht, und zwar gerade mechanisch, zu erklären. Die verschiedene Stellung und Ausbildung der Blätter auf den beiderlei Achselsprossen ist eine Folge der ungleichen Lage und Mächtigkeit, sowie der biologischen Bestimmung derselben. Ich wiederhole hier nur, was ich schon in meiner obcitirten Abhandlung zur Aufklärung dieser Verschiedenheit meinem böhmischen Leserkreise gesagt habe. „Die schwächlichen Achselsprosse (Geize), ob nun axilläre Hauptsprosse oder Beisprosse, sind oft für eine längere oder kürzere Ruhepause bestimmt, daher ist es begreiflich, dass ihr erstes Blatt, welches die Knospe schützt, als Deckschuppe entwickelt wird, und die Stellung der Knospe in der Blattachsel hat zur Folge, dass die ersten Blätter transversal auf der Seite des freiesten Raumes und des geringsten Widerstandes sich bilden, wie das bei seitlichen Achselknospen der Dikotylen die Regel ist. Die Sympodialsprosse dagegen sprossen in ununterbrochenem Wachsthum und ihre Gesammtheit ist biologisch wie ein (zusammengesetzter) Spross höherer Kategorie, daher es nicht zu verwundern, dass sie wie ein fortwachsender Spross nur Laubblätter, aber keine Schuppenblätter hervorbringen. Weil ferner die Sympodialsprosse terminal entspringen, wo sonst der wahre Achsenscheitel sich befindet, so ist es natürlich, dass ihr erstes Blatt auch mit grösster Abweichung vom Tragblatt, also ihm gegenüber auftritt und die Distichie der Laubblätter fortsetzt. Uebrigens ist bei *Ampelopsis* auch auf den Geizen das erste schuppenförmige Vorblatt nicht streng transversal, eher mehr adossirt gestellt. Dass endlich der Beispross nur in der Achsel des den Sympodialspross stützenden Blattes ausgebildet wird, erklärt sich damit, dass eben diese Blattachsel wegen der terminalen Lage des Sympodialsprosses leer erscheint und genug Raum für einen Beispross bietet, welcher bei ausgiebiger Nahrungszufuhr bei der Weinrebe auch regelmässig gebildet wird. Bei der *Ampelopsis hederacea* dagegen sind die Beiknospen weniger constant, an schwächeren Stämmen fehlen sie theilweise, während die Hauptknospen, gleichen Baues mit den Beiknospen, niemals vermisst werden. Eichler's Vorstellung, dass auch die Hauptknospen eigentlich Beiknospen seien, denen die Hauptknospen (Lotten) fehlen, war künstlich und überflüssig, weil Hauptknospen und Beiknospen unter gleichen Verhältnissen gleich gebaut sein können."

2. Dem Stamme der Ampelideen ähnlich im Aufbau und in der Entwickelung verhalten sich die Partialinflorescenzen der Rhyn-

chosporeen. Pax[1]) hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass die „Aehrchen“ der Rhynchosporeen richtiger als „cymöse“ Inflorescenzen aufzufassen sind, und ich[2]) habe auf Grund eigener Untersuchung diese Auffassung mit einer neuen Thatsache bestätigt, aber noch genauer jene Inflorescenzen als Fächeln bestimmt. Schumann behauptet aber wieder, auf die Entwickelungsgeschichte sich stützend, doch ohne meine Begründung der gegentheiligen Ansicht weiter zu würdigen, dass es Aehrchen sind. „Die Tragblätter, sagt er, werden zweizeilig ausgegliedert und in der Achsel derselben entstehen die Blüthenprimordien. Eine Uebergipfelung der Achse, die Ausbildung eines Sympodiums und die Hinaufhebung der Blätter bis zum nächst höheren Internodium liegt durchaus nicht vor, oder ist wenigstens entwickelungsgeschichtlich nicht nachweisbar.“ Der Schlusssatz ist eine kleine Concession. Ich glaube gern, dass sich Alles so verhält, dann aber liegt eine täuschende Entwickelung nach dem Gesetz der zeiträumlichen Verkehrung vor. Die Blüthenanlage wird nicht übergipfelt, weil der Tochterspross gleich terminal angelegt wird, sie braucht auch nicht erst nachträglich durch ihn abgelenkt zu werden, weil sie schon seitlich abgelenkt, relativ verspätet angelegt wird, das Sympodium braucht sich nicht erst successive auszubilden, weil es schon mittelst wiederholter terminaler Anlage der consecutiven Achselsprosse vorweg gebildet wird; die Blätter brauchen nicht emporgehoben zu werden, weil sie schon emporgehoben, d. h. aus der Basis des jeweiligen Tochtersprosses angelegt werden, wovon Warming in Inflorescenzen so viele Beispiele mitgetheilt hat. Kurz, die Fächel wird schon in der Weise angelegt, wie sie später erscheint, also mit abgekürzter Entwickelung, welche dem Genetiker, der nur den umständlichen, allmählichen Entwickelungsgang einer gewöhnlichen brachialen, pleuroblastisch sich verzweigenden Inflorescenz kennt, unverständlich bleiben muss. Das vorgebildete Sympodium muss, wie bei der Weinrebe, der Entwickelung nach, das täuschende Ansehen eines Monopodiums erhalten. Versteht man unter letzterem Namen einen einfachen Spross, so ist es ein Pseudomonopodium.

Fig. 6, Taf. III möge ein Bild des entwickelungsgeschichtlichen Verhaltens bei *Schoenus* nach den Angaben von Schumann geben,

---

1) Beiträge zur Morphologie und Systematik der Cyperaceen. Engler's Botan. Jahrb., VII, 1886.

2) Ueber die ährchenartigen Partialinflorescenzen der Rhynchosporeen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., V, 1887.

eine bildliche Darstellung hat dieser Autor leider nicht publicirt. Das scheinbare Monopodium hat die Hochblätter b_1 b b^1 b^2 b^3 nach einander erzeugt, über b anscheinend in dessen Blattachsel die erste Blüthe f^1, über b^1 die Blüthe f^2, zuletzt über b^2 terminal die Blüthe f^3, und b^3. Dem Anscheine der Entwickelungsgeschichte nach haben wir vor uns ein Aehrchen mit zwei zu b und b^1 axillären Blüthen, zwei sterilen Hochblättern b^2 und b^3 und einer Gipfelblüthe f^3. Diese dritte Blüthe ist sicher terminal und nicht etwa zu b^2 axillär. Ich behaupte nun, dass das scheinbare Monopodium ein Sympodium ist, bestehend aus den Achsen I, II, III. Alle drei Achsen sind gleicher Art, jede bildet ein Blatt und endigt morphologisch in einer Blüthe, Achse I trägt b^1 und Blüthe f^1, Achse II ist zu b^1 axillär, endet mit f^2 und hat ein adossirtes Vorblatt b^2, Achse III ist axillär zu b^2, hat b^3 und die Blüthe f^3 gebildet, welche terminal erscheint, weil ihr Vorblatt b^3 bereits steril ist und die Fächel mit ihr beschlossen wird. Die Blüthen f^1 und f^2 treten aber lateral an dem voraus sich bildenden Sympodium auf, weil die Sprosse II, III terminal aus ihrem Muttersspross emporwachsen, gleich wie Terminalknospen, in derselben Weise wie die Sympodialsprosse des Weinstocks. Die Blätter b und b^1 sind sterile Hüllspelzen unter der ersten, die primäre Achse beschliessenden Blüthe f^1. Die ganze Entwickelung verläuft nach dem Typus Fig. 4, die Verzweigung ist eine akroblastische.

Wer vom phytostatischen Gesetz nichts weiss oder nichts wissen will, könnte sagen, das sei eine künstliche, speculative Auslegung, erfunden zur Stütze einer vorgefassten Meinung, und dürfte einen thatsächlichen, entscheidenden Beweis fordern. Einen solchen habe ich aber bereits am angegebenen Orte gegeben, nur hat ihn Schumann nicht beachtet, weshalb ich ihn hier kurz wiederhole. Die Fig. 5, auch schon l. c. mitgetheilt, zeigt eine Inflorescenz von *Schoenus ferrugineus*; die Spelzen b b^1 b^2 b^3 sind abgelöst und nur ihre Medianen durch einfache Linien angedeutet. Man sieht von den Rändern von b^1 die Spuren längs des Internodiums bis unter die Blüthe f^1 herablaufen, um den Stiel herumgehen und sich unter ihr vereinigen; ebenso die Blattspuren von b^2 bis unter Blüthe f^2. Daraus folgt mit vollster Evidenz, dass die Blüthe f^1 nicht axillär sein kann zu b, da Blatt b^1 zu ihrer Achse gehört, dass sie also terminal ist zu der Achse, welche die Hüllspelzen, deren oberste b ist, und die Spelze b^1 erzeugt hat. Die Blüthe f^2 ist zwar axillär zu b^1, aber nicht unmittelbar, sondern

als Endblüthe des Achselsprosses von b^1, an welchem das Tragblatt b^2 mit seinen Randspuren herabläuft. Dieser Achselspross hat aber, bevor er mit Blüthe f^2 abschliesst, ein Vorblatt, welches wiederum auf seinem Achselspross, der ganz deutlich mit Blüthe f^3 endigt, mit Blattspuren herabläuft. Dieser Befund des fertigen Zustandes beweist unwidersprechlich, dass die Inflorescenz nicht „monopodial“, sondern sympodial ist. Dieser Befund steht aber im Widerspruch mit dem Ergebniss der entwickelungsgeschichtlichen Beobachtung, wenn die letztere nach dem Schema der gewöhnlichen pleuroblastischen Sympodienbildung beurtheilt wird. Ein wirklicher Widerspruch zwischen dem sich entwickelnden und dem fertigen Gebilde ist aber absurd, ist unmöglich. Der scheinbare Widerspruch muss also behoben werden dadurch, dass für die Entwickelungsgeschichte oder für den fertigen Zustand eine andere Auffassung gesucht wird, da eine von beiden Auffassungen unrichtig sein muss. Das eine oder das andere Stadium zu ignoriren, wäre unwissenschaftlich.

Eine andere Auffassung des fertigen Zustandes nun ist unmöglich. Wäre die Inflorescenzachse ein wirkliches einfaches Monopodium, so müssten die Blattspuren der Spelzen b^1 und b^2 entweder horizontal um die Achse herumgehen, wie dies bei der Spelze b^3 wirklich der Fall ist oder wenn sie schon herablaufen würden, so müssten sie sich oberhalb der Blüthen f^1 und f^2 als supponirter Achselblüthen von b und b^1 vereinigen. Ein Herabreichen der Blattspuren unter die Axillarblüthe eines tieferstehenden Blattes ist absolut unmöglich.

Somit bleibt nur eine andere Interpretation der Entwickelungsgeschichte übrig und diese ist nach dem schon bei den Ampelideen constatirten Gesetz der zeitlich-räumlichen Umkehrung ganz wohl möglich und einsehbar. Die Scheinachse, also nach Obigem auch jeder terminale Achselspross, ist ja in der That kräftiger und massiger als die Blüthenachsen; der jeweilige Achselspross muss also terminal, und die im morphologischen Sinne eigentlich terminale Blüthe als abgeschwächter Achsengipfel lateral und unter ihm, weil verspätet, hervorwachsen. Das entwickelungsgeschichtliche Bild ist zweideutig, wozu noch der Umstand beitragen mag, dass, wie es scheint, die bis unter die zugehörige Terminalblüthe herablaufenden Blattspuren der Deckspelzen sich erst später deutlich erheben. Darum ist das entwickelte Stadium beweiskräftiger als die jüngeren. Man darf sich eben nicht bloss auf die ersten entwickelungsgeschicht-

lichen Stadien verlassen, sondern muss auch die späteren, so wie den fertigen Zustand berücksichtigen. Es muss also die viel verbreitete Meinung, dass die ersten Entwickelungsstadien das richtige morphologische Verständniss in allen Fällen mehr fördern als die späteren und als der fertige Zustand, als ein schädlicher Irrthum bezeichnet werden.

Schumann hat die Fächel der Rhynchosporeen mit seinem Studium der Entwickelungsgeschichte nicht widerlegt, wohl aber einen neuen interessanten Fall aufgedeckt, der nach dem phytostatischen Gesetze zu Stande kommt. Der Blüthenstand der Rhynchosporeen hat dasselbe Schicksal erlebt, wie die gleich zu besprechende Wickel der Borragineen. Erst wurde er nach dem blossen Anschein für ein Aehrchen gehalten, die genauere Untersuchung des fertigen Zustandes wies seine brachiale (monochasiale) Natur nach; das Studium der Entwickelungsgeschichte führte zum Rückschritt, zum Rückfall in die ältere, unrichtige Auffassung. Analog war der Blüthenstand der Borragineen den älteren Botanikern eine Traube oder Aehre, die comparative Morphologie erkannte in ihm eine Wickel (cyma scorpioidea), die Entwickelungsgeschichte suggerirte einigen Beobachtern wieder den alten Irrthum.

3. Dieselbe Bewandniss hat es auch mit dem Blüthenstande von *Sisyrinchium*. Eichler sah in demselben eine Fächel, Schumann aber deducirt wie bei den Rhynchosporeen, so auch hier aus der Entwickelungsgeschichte eine distiche Botrys, eine Dolde. Es erschien mir im vornherein wenig glaublich, dass ein Morphologe wie Eichler bei *Sisyrinchium* ohne allen Grund eine Fächel angenommen hätte, während er ebenso gut einen botrytischen Blüthenstand hätte als möglich zugeben können. Schumann meint nämlich, man könne an der fertigen Inflorescenz nicht bestimmen, „ob in ihr ein Monochasium oder ein monopodialer Blüthenstand vorliegt“, und der einzige Weg, der uns offen steht, um dies zu ermitteln, bleibe nur die Verfolgung der Entwickelungsgeschichte. Somit hätte Eichler, da er die Entwickelungsgeschichte nicht verfolgt hatte, rein willkürlich eine Fächel statt einer Botrys angenommen. Da sich dieser gegen eine solche Zumuthung nicht mehr vertheidigen kann, so will ich die Vertheidigung übernehmen. Zunächst finde ich, dass die Bilder, die Schumann auf seiner Tafel III, Fig. 1—4 giebt, seine Ansicht keineswegs beweisen. Die Verzweigung, besonders in Fig. 3, wo fl^1 durch eine Furchung (wie in der Borragineenwickel) vom Vegetationskegel abgetrennt worden,

sieht doch eher dichotom als monopodial aus, auch in Fig. 2 ist die Blüthe *fl* fast so gross wie *fl*[1] sammt dem „Vegetationspunkt“ *v* und die Blüthe *fl*[1] so gross wie *v*. Die Blüthe *fl*[1] sammt *v* kann ganz wohl ein Achselproduct des zweiten Spathablattes D^1 vorstellen und *v* einen zweiten Spross, dessen gegen *fl* fallendes zartes, häutiges, also abgeschwächtes Tragblatt sich verspätet, was in Blüthenständen häufig vorkommt, und welcher, nachdem er sich in der Längsrichtung der Ellipse verbreitert hat, in eine dritte Blüthe und einen neuen „Vegetationspunkt“ sich theilen wird. Die Entwickelungsgeschichte bringt also keine Entscheidung, die Inflorescenz kann nach ihr ebensogut eine dichoblastische Fächel wie eine disticheBotrys sein.

Ich habe daher die fertige Inflorescenz untersucht, in der Erwartung, dass die Insertion der „Begleitblätter“ (nach Schumann's Terminologie) die streitige Frage, wie an der Inflorescenz der Rhynchosporeen, befriedigend erledigen würde. Löst man das untere, scheidig geschlossene Spathablatt ab, so sieht man die erste Blüthe anscheinend in seiner Blattachsel stehen. Das obere sehr kurzspreitige, an den breiten Rändern schon mehr membranöse Scheidenblatt ist offen und umfängt am Grunde mit den Rändern, zwar nur wenig, aber doch ganz deutlich, die Flanken der Basis des Blüthenstiels (Fig. 18, Taf. III). Das wäre nicht möglich, wenn die erste Blüthe zum unteren Spathablatt wirklich axillär stände, denn dann müsste die Insertion des zweiten Blattes über dem Blüthenstiel sich befinden und könnten seine Blattränder nicht an den Blüthenstiel selbst sich anheften. Daraus ergiebt sich ganz klar, dass die erste Blüthe zum Schafte terminal ist und dass das zweite Scheidenblatt b^1 das oberste Blatt der Achse ist, die mit der ersten Blüthe endigt. Das untere Blatt *b* der Spatha bivalvis ist steril, das obere aber trägt in seiner Achsel die weitere Verzweigung, zunächst die zweite Blüthe, deren Achse ein adossirtes, bereits ganz häutiges Vorblatt b^2 erzeugt. Dass dieses Blatt wirklich ein Vorblatt des axillären Blüthensprosses ist, beweist wiederum das Herumgreifen seiner Insertion bis an die Basis des zweiten Blüthenstieles. In der nämlichen Weise baut sich die Inflorescenz weiter, wie man es nur von einer Fächel erwarten kann. Es gilt also das, was Eichler von den *Iris*-Arten mit zweiblättriger Spatha sagt, ganz genau auch vom Blüthenstande von *Sisyrinchium*. „Bei solchen — heisst es in den Blüthendiagrammen I, S. 360 — geschieht die Verzweigung, falls eine solche überhaupt stattfindet, aus dem oberen

Hüllblatte, die hieraus entspringenden Blüthen haben aber nur ein adossirtes Vorblatt, das bei Fertilität die Bildung fächelförmiger Inflorescenzen bewirkt."

Ich zweifle nicht, dass für Eichler eben die Insertion der Vorblätter den Grund abgab, weshalb er bei *Sisyrinchium*, wie bei gewissen Arten von *Iris*, den Blüthenstand als Fächel und nicht als Botrys bestimmte. In Schumann's Figuren 1—3 reicht allerdings die Insertion des zweiten Spathablattes D^1 noch nicht bis auf die Basis von *fl*, der Terminalblüthe, das geschieht also erst in einem späteren Stadium, und eben darum ist wieder der fertige Zustand mehr entscheidend als die ersten Entwickelungsstadien. Aber selbst nach den entwickelungsgeschichtlichen Bildern Fig. 1—4, Taf. III, liesse sich, freilich minder sicher, auf eine dichotomirende Fächel schliessen, analog wie Schumann aus der Entwickelung der Borragineeninflorescenz eine dichotomirende Wickel deducirt hat.

Hier bietet sich noch die Gelegenheit, darauf hinzuweisen, dass bei den Irideen, gerade nach Schumann's Untersuchungen, das phytostatische Gesetz auch noch in der Entwickelung der einzelnen Blüthe waltet. Nach dessen Angaben und Zeichnungen (Taf. III, Fig. 2, 4, 8, 9) entstehen bei *Sisyrinchium*, *Gladiolus* und *Iris* auf der Blüthenachse zuerst 3 „Calotten", ziemlich hohe Höcker, zuerst 2 seitlich nach hinten, einer später nach vorn, während an und selbst aus deren Grunde aussen und seitlich erst später die äusseren Perigonzipfel hervorsprossen. Dann erst erscheinen zwischen den Calotten die inneren Perigonblätter, zuletzt die Carpelle. Aus dem grössten ganzen oberen Theil der Calotten bilden sich die kräftigen Staubgefässe, welche anfangs die kleinen Perigonzipfel weit an Grösse übertreffen. Schumann äussert sich über die Blüthenconstruction nach dieser Entwickelungsweise reservirt. Er meint, dass die Calotten oder Zapfen entweder direct für Staubgefässe angesehen werden müssen, oder für indifferente Gebilde, aus denen sich in der Form infraponirter Phyllome die äusseren Perigonblätter entwickeln, während der obere Rest zum Staubgefässe wird. Wie man sich theoretisch entscheiden will, das sei eine minder wichtige Angelegenheit.

Ich dächte aber, dass dies doch nicht so unwichtig ist, wenn man auf eine klare und wahre Auffassung Gewicht legt, und dass es doch nicht bloss davon abhängt, wie man sich theoretisch entscheiden will. Die Methode, welche sich rein nur an die Entwickelungsgeschichte hält, muss, wenn sie consequent sein will, die

Zapfen, aus deren terminalem Theile das Staubgefäss sich bildet, auch für Staubgefässanlagen erklären, die äusseren Perigonabschnitte aber für blosse Dependenzen oder Emergenzen der Staubblätter, da selbstständige Phyllome nicht wieder aus Phyllomen entspringen können. Wenn man dann, was auch ein ontogenetisches Axiom ist, die zeitliche Reihenfolge für absolut maassgebend hält, so wird man die Blüthe der Irideen aus 3 Kreisen von Phyllomen aufgebaut finden müssen, von denen der erste von Staubblättern, der zweite mit jenen alternirende von Perigonblättern, der dritte von den Carpellen gebildet wird. So führt die ontogenetische Methode zu der Absurdität, dass nicht nur die äusseren und inneren Perigonabschnitte verschiedenwerthig seien, sondern auch, dass die 3 Staubblätter einem äusseren, die 3 selbstständigen (inneren) Perigonblätter einem inneren Kreise angehören.

Die zweite, nicht so streng ontogenetische Alternative lässt sich eher hören. Was sollen das aber für indifferente Gebilde sein, etwa höckerförmige Erhebungen der Blüthenachse, an denen erst die Staubgefässe und äusseren Perigonblätter entstehen? Wo kommt sonst so etwas vor? Und warum entstehen an ihnen die Staubblätter terminal, die Perigonblätter aber lateral und so spät?

Zu einer klaren Auffassung kommt man ohne die Annahme congenitaler Vereinigung von Perigon- und Staubblattprimordien nicht, auch nicht ohne Kenntniss des phytostatischen Gesetzes. Im normalen Entwickelungsgange entstehen erst die äusseren, dann die inneren Perigonblätter, sodann die episepalen Staubgefässe, alle getrennt aus dem Blüthenboden. In Fig. 7*A*, Taf. III, sei *a* ein äusseres Perigonblatt, *b* ein ihm supraponirtes Staubblatt. Wenn aber die Staubblätter im Anfang ungemein mächtig auftreten, die infraponirten Perigonblätter anfangs sehr schwach, so eilen die ersteren voraus, aber mit und in ihren Primordien werden auch die für die Perigonblätter bestimmten Partien des Blüthenbodens mitgehoben. Das kräftige Staubblatt bildet den grössten Theil, zumal den ganzen Gipfeltheil des gemeinsamen Primordiums, das Perigonblatt steckt als Anlage in dessen Basis gebunden und sprosst erst nachträglich nach dem phytostatischen Gesetz seitlich aus der Basis des Primords, während das kräftige Staubgefäss die terminale Lage behauptet (Fig. 7*B*, Taf. III).

Aehnliches gilt auch vom Tragblatt und seiner Achselknospe. Normal als das kräftigere Glied entsteht der Blatthöcker zuerst, dann über ihm (Fig. 7*A*, wenn *a* das Tragblatt, *b* die Achselknospe ist),

in seiner Achsel oder auch an seinem Grunde, dann lateral zu ihm, die Knospe. Wird aber das Deckblatt, wie so oft die Hochblätter in Inflorescenzen, abgeschwächt, der Knospenhöcker also relativ kräftiger, so erhebt sich dieser zuerst, nimmt aber öfter die Anlagepartie des zurückbleibenden Deckblattes mit sich, welches dann verspätet aus der Basis der zum gemeinsamen Primordium terminalen Knospe hervorsprosst, als wäre es ein Blatt desselben (Fig. 7*B*), wobei es öfter auch bei congenitaler Streckung seiner Blattspur mit der Sprossbasis auf dem eigenen Achselsprosse hoch emporgehoben wird. An deckblattlosen Sprossen unterbleibt sogar die Ausgliederung des Tragblatts, die Verspätung steigert sich bis zum völligen Schwinden. Auch hier ist also das kräftigere Glied, sei es Deckblatt oder Achselknospe, terminal und früher, das schwächere dieser beiden verspätet und lateral gebildet.

Die Blüthe der Irideen, um auf dieselbe zurückzukommen, ist ebenso pentacyklisch wie die der verwandten Amaryllideen, Liliaceen etc., da auch der zweite Staubblattkreis wenigstens potentiell vorhanden ist, daher auch in atavistischen Variationen in einigen oder allen drei Gliedern wieder erscheinen kann. Die Entwickelung des äusseren Perigons und der Staubgefässe der Irideen kehrt aber in der zuerst von Pfeffer[1]) ermittelten Entwickelung der Krone und des suprapronirten zweiten Staubgefässkreises der Primulaceen wieder und findet in gleicher Weise mit dem phytostatischen Gesetze ihre Erklärung.

4. Dass die Inflorescenz der Borragineen, mancher Solaneen u. a. eine Wickel ist, stand für die vergleichende Morphologie vor aller entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung fest. Die charakteristische zweizeilige, alternirende, zickzackartige Stellung der Blüthen auf einer Seite der gemeinsamen Spindel des Blüthenstandes, die ebenfalls zweizeilige Stellung der Brakteen auf der Gegenseite und manche andere Thatsachen waren mit einer Botrys, welche von älteren Botanikern, wie Linné, hier angenommen wurde, durchaus unverträglich, aber bei einer Wickel ganz normal. Die entwickelungsgeschichtlichen Beobachtungen von Kaufmann und von Kraus schienen aber mit einer Wickel, die man sich nur pleuroblatisch vorstellen konnte, nicht zu harmoniren, daher Sachs schon in der 3. Auflage seines Lehrbuchs (1873) die Ansicht aus-

1) Zur Blüthenentwickelung der Primulaceen und Ampelideen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. VIII.

sprach, die Entwickelung entspreche vielmehr einer Traube oder Aehre, die nur auf der einen Seite Blüthen trägt. Diesen Gedanken des Meisters hat dann Goebel[1]) mit zahlreichen entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen bestätigt und eine solche Traube dorsiventral genannt. Dagegen habe ich in mehreren Arbeiten, besonders unter Beachtung der Wachsthumsvaritionen bei *Asperugo, Omphalodes, Myosotis sparsiflora,* comparativ von Neuem die Richtigkeit der früheren Wickeltheorie nachzuweisen gesucht und den Grund der Täuschung durch die Entwickelungsgeschichte im phytostatischen Gesetze aufgedeckt[2]). Nach Goebel hat Schumann[3]) ebenfalls eine entwickelungsgeschichtliche Arbeit über diesen Blüthenstand veröffentlicht. Dieser glaubte anfangs, wie er sagt, dass die Goebel'sche Ansicht durch die Entwickelungsgeschichte wohl begründet sei, kam aber im weiteren Fortschritt seiner Untersuchungen doch wieder zu der alten Wickeltheorie zurück. Nur gab er der besagten Wickel, weil sie sich nicht wie gewöhnlich pleuroblastisch entwickelt, der Kürze wegen den besonderen Namen Borragoid. Er sagt zum Schlusse: „Das Borragoid ist, wie ich gezeigt habe, nur ein specieller Fall der echten Wickel, dessen bedingende Ursache, wie ich glaube, in der dichotomischen Theilung des Vegetationskegels im Gegensatze zu der lateralen Ausgliederung bei den echten Wickeln liegt." Schumann erkennt also in der Art der Verzweigung der Borragineenwickel gleichwie Kaufmann eine wiederholte Dichotomie, während Goebel eine monopodiale (botrytische) Verzweigung darin sieht. Ich habe selbst in früheren Jahren viele Vegetationspunkte nebst jüngsten Blüthenanlagen von Borragineenwickeln betrachtet und zumeist den Eindruck erhalten, dass in dem sich theilenden Vegetationspunkte in der Regel etwas Intermediäres zwischen dichotomer und „monopodialer" (akroblastischer) Verzweigung stattfindet[4]). Der Scheitel der bereits weiter entwickelten

---

1) Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. II.

2) O květenství rostlin Brutnákovitých. Archiv přírodovědecký 1880. — Ueber die Blüthenwickel der Borragineen. Flora 1880. — Neue Beiträge zum Verständniss der Borragineenwickel. Flora 1881.

3) Untersuchungen über das Borragoid. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. VII, p. 53 (1889).

4) Siehe die citirte Abhandlung in Flora 1881, No. 30 und 31, wo ich auch die Entwickelung der Wickel der Borragineen und damit vergleichend die von *Echeveria* nach eigener Untersuchung besprach.

Wickel lässt eine blüthenerzeugende Oberseite und eine Unterseite unterscheiden, die von der Unterseite des übrigen Sympodiums durch einen scharfen einspringenden Winkel getrennt ist (Fig. 17). Die Oberseite ist es nun, welche sich wiederholt durch aufeinander senkrecht stehende Furchungen in zwei ungefähr gleiche sanfte Höcker theilt, von denen der der Spitze nähere als „Vegetationspunkt“ weiter wächst, der entferntere als jüngste Blüthenanlage sich erhebt.

Den Vorgang stellen die Fig. 8—11, Taf. III, dar. In Fig. 8 hat sich die Anlage der Wickel durch die erste Furchung in die erste Blüthenanlage I und in den folgenden für die weitere Verzweigung bestimmten Spross, den ich als Vegetationspunkt v bezeichnen will, getheilt. In Fig. 9 hat sich der Vegetationspunkt in der Richtung der Furche verbreitert, aber das gemeinsame Podium mit der Blüthe I hat sich ebenfalls verbreitert und verstärkt, so dass der verbreiterte Vegetationspunkt mit der Anlage I in Continuität (conjugirt) bleibt. Eine zweite sanfte Furche, senkrecht zur ersten, beginnt ihn zu theilen in eine zweite Blüthenlage II und in einen ferneren Vegetationspunkt v_1. Nun hat sich in Fig. 10 der Blüthenhöcker II sammt dem Podium vergrössert. Der frühere Vegetationspunkt v_1 hat sich, in Continuität mit dem Podium, das die Blüthenanlagen I und II trägt, abermals quer verbreitert und beginnt sich durch eine zur zweiten Furche wiederum senkrechte sanfte Vertiefung in den noch sehr wenig erhobenen Blüthenhöcker III und einen weiteren Vegetationspunkt v_2 zu theilen. In Fig. 11 hat sich derselbe Process wiederholt, v_2 hat eine vierte Blüthenanlage IV durch eine analog gelegte Vertiefung, neben einem neuen Vegetationspunkt v_3, der sich mit einer sanften Furchung zur weiteren Theilung anschickt, angelegt. Selbstverständlich sind die scheinbaren Furchen durch beiderseits stattfindende Erhebungen verursacht, doch ist der Vegetationspunkt immer flacher, niedriger.

Von der Oberseite (Dorsalseite) betrachtet, hat die Verzweigung allerdings den Charakter einer wiederholten Dichotomirung. Doch hat Goebel darin Recht, dass der jeweilige Vegetationspunkt zumeist an der Spitze des einwärts gekrümmten Podiums der ganzen Wickel liegt, was die Ansicht von der Seite (Fig. 17, Taf. III) oder von unten deutlich zeigt. In dieser Ansicht erscheint der „Vegetationspunkt“ auch etwas grösser als die jüngste Blüthenanlage. Deswegen sagte ich vorhin, der Blüthenstand der Borragineen sei vielfach

intermediär zwischen einem dichoblastischen und einem akroblastischen (pseudomonopodialen) Sprosssystem. Da der jeweilige Vegetationspunkt die Spitze des Sympodiums einnimmt, so erscheint dieses gleich wie ein „Monopodium", aber die Art, wie die Oberseite desselben Blüthen producirt, ist die eines dichotomirenden Systems. Ich habe das schon in Flora 1881 so dargestellt und die Bemerkung daran gefügt, dass der Unterschied in der Grösse der beiden Höcker (des „Vegetationspunktes" und des jüngsten Blüthenhöckers) meist ein sehr geringer ist und dass ich jüngst bei *Symphytum officinale* auch Fälle gesehen habe, wo beide Höcker, von allen Seiten betrachtet, so vollkommen gleich waren, dass man mit Fug und Recht von einer Dichotomie reden könnte, dass es also auf das gegenseitige Grössenverhältniss beider Körper weniger ankommt. Dies wird auch durch den Vergleich der Bilder bei Warming, Goebel und Schumann bestätigt. Selbst Goebel's Fig. 41, 42 *(Lithospermum arvense)* zeigt eine fast vollkommene Dichotomirung des Vegetationspunktes, obwohl der Autor, einmal für die dorsiventrale Traube eingenommen, das nicht anerkannt hat. Damit glaube ich, wird die Differenz zwischen Goebel's und Schumann's Untersuchungen aufgeklärt und ausgeglichen.

Dass aber trotz der terminalen Lage des oberseits dichotomirenden Vegationspunktes der Blüthenstand eine Wickel darstellt, erweist auch sehr deutlich die Stellung der Deckblätter der Blüthen, wenn solche überhaupt gebildet werden. Der erste Vegetationspunkt v (Fig. 8, auch Fig. 13, Taf. III) erscheint entschieden in der Achsel des Deckblatts b^1 (resp. a in Fig. 13), v ist also ein Achselspross von Blatt b^1, welches zu I gehört, obwohl es, wie so häufig in Blüthenständen, wohl meist etwas verspätet, erst nachdem der Vegetationspunkt sich verbreitert hat, ausgegliedert wird. Wenn dann (in Fig. 9) die zweite Blüthe II abgesondert worden, ist diese nicht genau axillär zu b^1, sondern mehr seitlich, weil auch v_1 theilweise in die Blattachsel fällt. Dasselbe wiederholt sich in Fig. 10 mit Blüthenanlage III und Vegetationspunkt v_2 im Verhältniss zu b^2, und in Fig. 11 mit IV und v_3 im Verhältniss zu b^3. Das ersieht man auch aus Schumann's Fig. 8 und 9, Taf. IV, l. c. Durch die Verdickung des Sympodiums wird die Axillarität der älteren Blüthen zu den Deckblättern, wie in Fig. 11 betreffend II und b^1 zu sehen, noch mehr verdeckt. Damit widerlegt sich ein Haupteinwurf, der von Goebel der Wickeltheorie gemacht worden ist.

Es ist meinerseits anzuerkennen, dass Schumann eine Wickel auch bei der dichoblastischen Verzweigung gelten lässt und dass er die Umbildung der pleuroblastischen Verzweigung in eine dichoblastische hiermit als Thatsache acceptirt. Aber darüber hinaus zur Anerkennung der möglichen Umbildung in ein akroblastisches Sprosssystem, wie es bei den Rhynchosporeen vorliegt, ist er nicht gelangt, obwohl dies nur consequent wäre und obwohl das Borragoid selbst schon zu einem solchen Sprosssystem den Uebergang bildet.

Was aber würde er dann mit jener Wickel von *Symphytum* anfangen, deren Gipfeltheil Goebel l. c., Taf. XII, Fig. 32 abgebildet hat oder mit der von *Anchusa officinalis* (l. c., Taf. XII, Fig. 34)? Bei dieser ist der Vegetationspunkt kräftiger, „dick spatelförmig", die jüngste Blüthenanlage auf seiner Dorsalseite ist merklich von seinem oberen Rande entfernt, kann auch nicht durch dichotome Theilung dieses Vegetationspunktes mittelst einer halbirenden Furche wie beim Schumann'schen Borragoid, sondern nur durch seitliche Sprossung in Gestalt eines gerundeten Höckers entstanden sein. Fig. 12, Taf. III ist eine verkleinerte Copie der Goebel'schen Figur von *Symphytum*. Diese Entwickelungsweise, die übereinstimmend auch schon Kraus für kräftig wachsende Wickeln von *Heliotropium* und *Myosotis* angab, darf nicht ignorirt werden. Ich habe zwar auch Vegetationspunkte aus allen drei Gattungen vielfach untersucht, es ist mir aber nicht geglückt, solche Bilder zu sehen, Schumann offenbar auch nicht, wohl darum, weil so kräftig wachsende Wickeln nicht immer zu beobachten sind. Auch Warming's schönes Bild von *Symphytum officinale*[1]) entspricht nur einem gewöhnlichen Borragoid. Das beweist aber nur, dass auch die scheinbare dorsiventrale Traube in Fig. 12, Taf. III nur eine blosse Modification des gewöhnlichen Borragoids sein kann, welches bei schwächerem Wachsthum zu beobachten ist. Was hat sich hierbei eigentlich verändert? Nichts anderes, als dass der spatelförmige Vegetationspunkt grösser, kräftiger geworden und um so entschiedener terminal geworden war. Der kleinere Vegetationspunkt, der sich verbreitert hat, enthält schon vor der Furchung die potentielle Anlage einer jüngsten Blüthe, die dann mit der Furchung auch virtuell in Höckerform auftritt. Wenn sich nun der Vegetationspunkt rascher voreilend vergrössert, so dass die Er-

1) En Koppen hos Vortemaelken en Blomst eller en Blomsterstand? (Le Cyathium de l'Euphorbe est-il une fleur ou une inflorescence?) 1871, Tab. III, Fig. 86.

hebung des Höckers relativ verspätet stattfindet, so muss die Entwickelung nach Fig. 12 zu beobachten sein. Man denke sich nur in Fig. 11, Taf. III die Erhebung des Blüthenhöckers IV zurückgehalten und die des Höckers III eben erst im Beginne, so wird eine Entwickelung nach dem Typus der Fig. 12, Taf. III die Folge sein. Die „zeitlich-räumliche Verkehrung" ist perfect geworden, die Wickel hat entschieden das entwickelungsgeschichtliche Aussehen einer dorsiventralen Traube erhalten, sowie die Fächel der Rhynchosporeen das Ansehen einer distichen Aehre.

Der Vegetationspunkt einer Wickel wie in Fig. 12, Taf. III, enthält also eine unausgegliederte, verspätete Blüthenanlage, wie IV in Fig. 11, Taf. III nebst einem Vegetationspunkt wie v_3 in derselben Figur, in dem auch bereits die Anlage zu einer noch jüngeren Blüthe steckt und durch eine beginnende Furchung sich kenntlich macht. So war es gemeint, als ich in „Flora" 1880, Nr. 23, sagte, dass ein mächtigerer Vegetationspunkt, wie bei *Symphytum* (Fig. 12), bereits mehrere consecutive Sprossanlagen in sich enthält. Das schien aber Goebel ein Sophisma, ein Rückfall in die ehemalige Einschachtelungs- oder Evolutionstheorie der Keime zu sein. Mit diesem Anathema befand ich mich jedoch, ohne es damals zu wissen, in sehr guter Gesellschaft, nämlich in derjenigen Warming's, welcher über einen analogen Fall bei *Tiaridium* (*Heliotropium*) *indicum* schon 1872 im gleichen Sinne sich so ausgedrückt hatte[1]): Quelque absurde que cela paraisse, on peut presque dire que la formation des axes d'un ordre superieur est accélerée à ce point, qu' ils précèdent les axes d' ordre inférieur, les axes lateraux se montrant avant leurs axes principaux, et que ces derniers apparaissent comme des bourgeons pseudo-latéraux sur une axe qui est un pseudomonopode". Goebel hielt denn auch nicht mit seinem Urtheil zurück, dass es kaum abzusehen sei, wie es möglich ist, die Behauptung auszusprechen, eine Seitenachse entstehe vor ihrer Hauptachse. Warming hat sich wohl etwas undeutlich ausgedrückt, wollte aber damit sagen, dass sich der jüngste Theil des Sympodiums früher bildet als die frei lateral ausgegliederten Gipfeltheile (Blüthen) seiner etwas tieferen älteren Sprosse, was sich allerdings nur nach dem den Genetikern unbekannten phytostatischen Gesetze, zugleich mit der Annahme einer verspäteten Aussprossung der consecutiven Gipfeltheile verstehen lässt.

---

1) Recherches sur la ramification des Phanérogames, p. XIII.

Warming erkannte (a. a. O.) überhaupt zuerst ganz klar, „welche wichtige Rolle die grössere oder geringere Energie der Entwickelung bei der Art der Verzweigung spielt“, was er speciell betreffs der Wickeln (cymes scorpioides) nachwies. In der Uebersetzung lautet die betreffende Stelle etwa: „Schwache und armblüthige Wickeln, wie von *Solanum*, *Lycopersicum* etc. erzeugen nur Seitenknospen. Sowie wir es aber mit kräftigen und reichblüthigen Wickeln zu thun haben, wie bei *Hyoscyamus*, *Symphytum* und anderen Asperifolien, so wird die Dichotomie die normale Verzweigungsform. Endlich, als sehr bemerkenswerthes Extrem, sehen wir bei *Tiaridium*, deren Wickeln sich durch ihre Mächtigkeit und den Reichthum ihrer Blüthen auszeichnen, dass die dichotome Verzweigung thatsächlich zu einer pseudomonopodialen wird.“ Dann folgt der oben im Original angeführte Passus.

Der Blüthenstand von *Hyoscyamus*[1]) entwickelt sich ganz ebenso wie das Borragoid der meisten Borragineen, aber die schwächeren armblüthigen Wickeln von *Solanum*[2]) pleuroblastisch. An der armblüthigen (meist nur 4blüthigen) Wickel von *Myosotis sparsiflora* lässt sich in entwickeltem Zustand und auch in jüngerem Stadium, wo die letzte Blüthe noch winzig klein ist, kein „Vegetationspunkt“ daneben erkennen. Hieraus, sowie auch daraus, dass die letzte Blüthe in dem jüngsten Stadium, welches mir im Jahre 1880 noch aufzufinden gelang[3]), die erst die Kelchblätter angelegt hatte, bedeutend kleiner war als die vorausgehende, ziemlich weit entwickelte Blüthe, lässt sich vielleicht schliessen, dass auch diese Wickel wenigstens in ihren letzten Auszweigungen pleuroblastisch sich entwickelt. Jedenfalls bildet sich die letzte Auszweigung der Wickel, ohne sich weiter zu theilen, ganz in eine letzte Blüthe aus. Es kann also die Wickel der Solaneen und Borragineen je nach der Kräftigkeit des Wuchses entweder pleuroblastisch oder annähernd dichoblastisch oder rein akroblastisch sich entwickeln. Der vergleichende rationelle Morphologe kann aber einen Blüthenstand, der im späteren Stadium bei nahe verwandten Pflanzen ganz gleich gebaut ist, wegen wechselnder Entwickelung nicht einmal als Wickel, einmal als Traube, einmal,

1) Warming, l. c., Tab. VIII, Fig. 5—9.
2) Warming, l. c., Tab. VII, Fig. 20—23.
3) O květenství rostlin Brutnákovitých, Fig. 16.

wenn dichoblastisch, als ein Drittes ansehen. Es bleibt immer dieselbe Wickel[1]).

Manche Verfechter des monopodialen Blüthenstandes, der dorsiventralen Traube, bei Borragineen, Solaneen, Urticaceen suchen ihre entwickelungsgeschichtliche Ansicht auch mit dem Ergebniss der vergleichenden Untersuchung zu versöhnen in der Art, wie Goebel die Monopodial- mit der Sympodialtheorie bei den Ampelideen; so Golenkin[2]) bei Besprechung der von ihm entwickelungsgeschichtlich untersuchten, ebenfalls als dorsiventrale Botryen behandelten Blüthenstände der Urticaceen (*Urtica membranacea*, Fig. 7—9, Tab. I, l. c.): „Es ist ganz richtig, dass sowohl die vergleichende Methode als auch die Entwickelungsgeschichte uns zeigen, dass alle diese dorsiventralen Inflorenscenzen aus dichasialen entstanden sind, aber dieselbe Entwickelungsgeschichte zeigt, dass sie jetzt mit den Dichasien und Wickeln nichts gemeinsam haben".

Der comparative Morphologe urtheilt ganz anders. Er wird erwidern: Wenn die dorsiventralen Inflorescenzen der Borragineen und Urticaceen aus Wickeln und Dichasien hervorgegangen sind, so können sie auch jetzt nichts anderes sein als Wickeln und Dichasien; es kann sich nur die Entwickelungsweise, nicht aber das ganze Wesen, die morphologische Zusammensetzung geändert haben. Eine Wickel, ein System consecutiver einblüthiger Sprosse kann durch keinerlei Abänderung der Entwickelungsweise in eine Botrys, ein System coordinirter Sprosse auf einem Muttersprosse, übergehen, denn Eines schliesst das Andere vollkommen aus. Wenn eine Wickel entwickelungsgeschichtlich den Schein einer Traube annimmt, so ist dies nur eine secundäre Abänderung in Folge der Umkehrung des Kräftigkeitsverhältnisses. Die Begriffe des brachialen (cymösen) und des botrytischen Blüthenstandes dürfen in einem solchen Falle nicht entwickelungsgeschichtlich, sondern müssen comparativ, unter Beachtung des phytostatischen Gesetzes bestimmt werden.

Bevor ich die Borragineenwickel verlasse, muss ich noch einen Punkt von Bedeutung besprechen. Schumann bildet in seinem Buche über den Blüthenanschluss auf Taf. VII in Fig. 14 (in Fig. 13

---

1) In gleichem Sinne hat sich auch Eichler (Blüthendiagramme I, p. 35) ausgesprochen und hierbei auch schon das phytostatische Gesetz angedeutet.

2) Beiträge zur Kenntniss der Urticaceen und Moraceen. Bull. de la soc. impér. des naturalistes de Moscou, 1895, No. 4.

meiner Tafel copirt) ein junges Stadium eines axillären „Doppelborragoides“ von *Anchusa officinalis* ab, eines Dichasiums, dessen Lateralstrahlen alsbald in Wickeln übergehen, und er erläutert die Entwickelung dieser Doppelwickel auf S. 302. Es entsteht in der Blattachsel ein transversal gedehntes Sprossprimordium mit zwei seitlichen Vorblättern, in deren Achseln durch senkrecht zur langen Achse verlaufende Furchen 2 secundäre Primordien hervorgebracht werden. Das ist ein offenbares Dichasium, welches sich analog dem Borragoid durch Furchung, d. h. eher durch Trifurcation als durch seitliche Sprossung entwickelt. Schumann zeigt weiterhin, dass die lateralen Primordien als Wickelbildner dichotom sich theilen. Der Anfang der Wickelbildung ist hier derselbe, wie in meiner obigen Fig. 8. Ein weiterer Umstand bedarf aber einer näheren Würdigung. Nach stattgefundener Dreitheilung „dehnt sich die junge Infloreseenzanlage einer vorwiegenden Wachsthumszunahme der Hauptachse entsprechend auf der dorsalen Seite; das Mittelprimordium, die Terminalblüthe, wird durch diese differente Vergrösserung zwischen vorn und hinten im Querschnitt gleichschenklig dreiseitig, und nun treten hinten, der grösseren Lücke entsprechend, zwei Sepalen auf, während vorn nur ein einziges die kleinere Kluft ausfüllt.“ — „Die so eigenthümliche, bis jetzt nicht genug gewürdigte inverse Stellung der Terminalblüthe wird durch die Gestalt des Blüthenprimordiums und in erster Linie durch die stattfindenden Wachsthumsprocesse mechanisch bedingt.“

Hiermit soll also im Sinne der mechanischen Anschlusstheorie die inverse Stellung der Terminalblüthe des Dichasiums erklärt sein. Die inverse Stellung besteht darin, dass von den 3 ersten Kelchblättern zwei seitlich nach hinten, eines nach vorn gegen das Tragblatt entsteht, während in der Wickel (Fig. 11, Taf. III) umgekehrt zwei dieser Sepalen nach vorn, eines nach hinten, vom Tragblatt abgewendet, fällt. Diese Beobachtung ist nicht neu. Ich habe schon in „Flora“ 1881 gezeigt, dass die inverse Stellung immer dann eintritt, wenn der Blüthenspross zwei Vorblätter entwickelt hat — was ja auch beim Doppelborragoid der Fall ist — während in der Wickel die nur mit einem Vorblatt versehenen Blüthensprosse zwei Kelchblätter (das erste und dritte) vorn, eines, das zweite, nach hinten bilden. Ich verweise dazu auf die Diagramme Fig. 2 und 3 der Taf. IX der „Flora“. Ich habe auch eine Erklärung dieser verschiedenen Blüthenorientirung gegeben, freilich im Sinne der Braun-Eichler'schen Anschlusstheorie, welche Schumann so

entschieden bekämpft. Wir wollen die beiden Erklärungen gegeneinander halten.

Nach Schumann's Auffassung wird die inverse Stellung der Terminalblüthe der Doppelwickel dadurch mechanisch bewirkt, dass in Folge intensiveren Wachsthums auf der Rückseite das Primordium dreiseitig wird, mit dem Scheitelwinkel nach vorn, daher die drei ersten Kelchblätter in der Lage $\frac{2}{1}$ auftreten müssen. Dagegen lässt sich nichts einwenden, aber die mechanische Erklärungsweise vermag nicht weiter zu sagen, warum das Primordium auf der Rückseite stärker wächst und so dreieckig wird. Das ist nach ihr nicht weiter erklärlich, es ist gegeben und die Folge ist die inverse Stellung.

Dagegen findet meine Auffassung den Grund des Wachsthums der Terminalblüthe des Dichasiums in der Gegenwart zweier Vorblätter und den Grund der umgekehrten Orientirung der Blüthen in der Wickel in dem Vorhandensein eines einzigen Vorblatts. Ich habe mich damit in Gegensatz zu Eichler und Wydler gesetzt, welche auch für die Blüthen der Wickel zwei Vorblätter $\alpha\beta$ annahmen, von denen das erste α unterdrückt sei. Fig. 16 stellt eine Wickelblüthe nach Wydler's und Eichler's Auffassung dar. Die Kelchspirale ist hier links gedreht (entgegen dem Uhrzeiger); die dem Kelche vorausgehenden supponirten 2 Vorblätter $\alpha\beta$ würden also im Sinne derselben Spirale auf der Rückenseite in der Richtung des Pfeiles aufeinander folgen, also wenn ihre Divergenz kleiner wäre als $\frac{1}{2}$, nach hinten mehr convergiren, die Spirale würde mit den Blättern $\alpha\beta$ „hintumläufig“ beginnen.

Betrachten wir nun die Stellungsverhältnisse des Dichasiums, welches die Vorblätter $\alpha\beta$ wirklich entwickelt hat (Fig. 13 und 14, Taf. III). Die Vorblätter $\alpha\beta$ convergiren in diesem Stadium deutlich nach vorn gegen das Tragblatt B, die drei ersten Kelchblätter sind aber als succedan angelegt mit 1, 2, 3 bezeichnet, das erste und dritte Kelchblatt fällt nach hinten, das zweite nach vorn, Sepalum 1 folgt auf β mit einer kleineren Divergenz als $\frac{1}{2}$, annähernd an $\frac{2}{5}$. Die Spirale, welche die aufeinander folgenden Blätter α, β, 1, 2, 3, 4, 5 verbindet, beginnt vornumläufig. Ich habe auch sonst immer an den Sprossen der Blüthenstandsregion bei den Borragineen einen vornumläufigen Anfang der Blattspirale gefunden. So hat der Achselspross des drittletzten Stengelblattes unterhalb der Inflorescenz, der gewöhnlich auch 2 Vorblätter trägt, bisweilen 3—4 Blätter unter seiner Terminalblüthe und dann fällt das dritte Blatt immer nach hinten.

Wäre nun am Blüthensprosse der Wickel das erste Vorblatt α unterdrückt, so müsste die Blüthe desselben dieselbe Orientirung besitzen wie die Blüthe, welche wirklich zwei Vorblätter entwickelt hat, denn die Spirale müsste ebenso verlaufen, wenn das α-Vorblatt nur unterdrückt ist, wie wenn es entwickelt worden. Da dies nun nicht der Fall ist, so schliesse ich, dass kein unterdrücktes α-Vorblatt anzunehmen ist, sondern nur ein einziges Vorblatt, welches nicht dem β-Vorblatt gleichwerthig, sondern selbst das α-Vorblatt ist. Dann erklärt sich die umgekehrte Orientirung der Blüthe in der Wickel sehr wohl. Fassen wir z. B. in Fig. 11, Taf. III die Blüthe II der Wickel ins Auge. Deren Deckblatt ist b^1, deren Vorblatt b^2. So folgt bei vornumläufigem Anfang der Spirale auf b^2 Sepalum 1, dann 2, 3 u. s. f. Wir sehen, wie ich das schon in „Flora" l. c. (p. 7 des Separ.) gesagt, an Stelle von β (in Fig. 14) das erste Kelchblatt (in Fig. 15, Taf. III), darum fällt dann Sepalum 3 nach vorn gegen das Deckblatt und Sepalum 2 und 4 (statt 1 und 3 im Dichasium) nach rückwärts.

Im Diagramm Eichler's mit zwei Vorblättern (Fig. 16) fällt Sepalum 2 genau median nach rückwärts, das Diagramm ist also für den Fall, dass wirklich zwei Vorblätter entwickelt sind, nach Fig. 14 unrichtig, es trifft aber auch für die Wickelblüthe nicht zu, deren Sepalum 2 seitwärts von der Mediane gegen das factisch vorhandene Vorblatt zu fällt, wie in Fig. 11 und 15 zu sehen, so dass Sepalum 2 und 4 ziemlich symmetrisch zu beiden Seiten der Mediane liegen. Dies zeigen auch Warming's Fig. 18, Taf. VIII bei Blüthe III links in der Doppelwickel von *Cariolopha* und Fig. 27, Blüthe II von *Tiaridium*. Es ist das die Kelchstellung, welche Eichler, l. c., I., S. 26, Fig. 10A, für ein seitliches Vorblatt angiebt. Er bemerkt dazu ganz richtig, diese Stellung komme gelegentlich vor, „wenn bei sonst typischer Anwesenheit zweier Vorblätter das zweite in den Kelch einrückt und zum Sepalum wird." Doch meint er, dies komme ziemlich selten und meist nur gelegentlich vor. Es blieb ihm also verborgen, dass dies in Wickeln der Dikotylen ziemlich allgemein der Fall ist. Das gilt z. B. auch von den Wickeln von *Polygonum,* was bereits Schumann erkannt hat. Denn auch deren Blüthen haben — darin muss ich Schumann gegen Payer und Eichler beistimmen — nur ein seitliches Vorblatt, dabei vornumläufigen Spiralanfang, und Schumann hat ganz Recht, wenn er gegen die von Eichler für zwei Vorblätter mit hintumläufigem Spiralanfang gegebene Orientirung des Kelches mit

Sepalum 2 median nach hinten Einspruch erhebt. Die Opposition, die Schumann gegen die Spiraltheorie daran knüpft, ist freilich nicht gerechtfertigt. Des Näheren auf die Construction der Blüthe von *Polygonum* einzugehen, ist hier nicht der Ort, dies wird im II. Theil meiner Arbeit „Ueber den phylogenetischen Entwickelungsgang der Blüthe“ geschehen.

Jedenfalls ist die Stellung des Kelches der Blüthen der Borragineenwickel der beste Beweis dafür, dass dieselben nur ein Vorblatt, und zwar das α-Vorblatt besitzen, und dass statt dem β-Vorblatt Sepalum 1 entwickelt ist. Es ist auch gar nicht einzusehen, warum in der Wickel immerfort zwei Vorblätter supponirt werden müssten, da doch die Zahl der vegetativen Blätter an Seitensprossen nach aufwärts überhaupt abnimmt, so dass an einem drittletzten Seitenzweig, wie gesagt, drei und vier Blätter entwickelt sein können; in höherer Region nur zwei, zuletzt in der Wickel nur eines.

Wie die Anwesenheit von zwei Vorblättern oder von einem oder gar keinem bei derselben Pflanze die Orientirung des Kelches und der ganzen Blüthe verändert, hat Eichler selbst sehr hübsch für *Caltha* gezeigt (Blüthendiagramme II, p. 172, Fig. 71). Der 3blüthige Zweig hat zwei Vorblätter *(a, b)* und eine Mittelblüthe mit Sepalum 1 schief vorn, die Seitenblüthe von *a* mit nur einem α-Vorblatt hat das erste Sepalum an Stelle eines β-Vorblattes, die Blüthe aus *b* ohne Vorblatt hat beide ersten Kelchblätter transversal nach rückwärts, weil die Spirale hier immer hintumläufig anfängt.

Was die Bezeichnungen vornumläufig und hintumläufig betrifft, so legte Eichler, wie auch schon Schimper und Braun, das Hauptgewicht auf den Anschluss des Kelches an das vorausgehende Vorblatt. Ich halte es für wichtiger, zu beachten, ob der Anfang der Blattspirale des Blüthensprosses überhaupt vornumläufig oder hintumläufig ist, weil hierin eine viel grössere Constanz herrscht. Bei *Caltha* z. B. sind alle drei Blüthensprosse in Eichler's Fig. 71 hintumläufig in diesem Sinne, während nach Eichler's Bezeichnungsweise die Mittelblüthe vornumläufig, die untere Seitenblüthe hintumläufig und die obere gar nicht umläufig wäre. Ebenso sind die Blüthensprosse der Borragineen in meinem Sinne überall vornumläufig, mögen zwei Vorblätter (Fig. 14) oder nur eines (Fig. 15, Taf. III) entwickelt sein, während Eichler im letzteren Falle die

Blüthe als vornumläufig, im ersteren als hintumläufig bezeichnen müsste.

Die Orientirung des Kelches und der Blüthe überhaupt hängt, wie gezeigt worden, bei derselben Pflanze von der Anzahl der Vorblätter und von der Convergenz der zwei ersten Blätter nach vorn oder nach hinten ab, weil die Blätter des axillären Blüthensprosses wie überall unter bestimmten Divergenzwinkeln aufeinander folgen. Dies ist der Anschluss der Blüthe nach der Spiraltheorie, welchen Schumann's mechanische Anschlusstheorie verwirft. Ich verwerfe deswegen die mechanischen Erklärungen der Blattstellung nicht, aber ich denke, dass nicht so ausschliesslich äussere Raum- und Druckverhältnisse die Ursachen derselben sind, sondern vielmehr innere Gesetze der Symmetrie und Bedingungen des statischen Gleichgewichts. Wenn z. B. so häufig die zwei ersten Blätter des Achselsprosses, ob Laubblätter, Hochblätter oder Perianthblätter, transversal auftreten, so sind sie in der besten Gleichgewichtslage gegeneinander zu beiden Seiten des Tragblattes; ist ein adossirtes Vorblatt entwickelt, so steht es im besten Gleichgewicht mit dem Tragblatte. Die Erörterungen H. Vöchting's im 31. Bd., 3. Heft dieser Jahrbücher, p. 454 ff. zur Druck- und Contacttheorie habe ich daher mit Freude begrüsst.

Die Begründung des Blüthenanschlusses nach der richtig verstandenen Spiraltheorie geht dem Causalverhältniss tiefer auf den Grund als die mechanische Theorie, da sie z. B. den Grund angeben kann, warum das Blüthenprimordium in Fig. 13, Taf. III, rückwärts vorwiegend wächst und so Raum schafft für zwei Kelchblätter, während vorn nur eines Platz findet. Denn das erste Kelchblatt muss auf Vorblatt β etwa mit Divergenz $^2/_5$ gegen α zu nach hinten folgen, daher Sepalum 2 nach vorn und Sepalum 3 wieder rückwärts gegen β zu. Die Blüthenachse schickt sich zur Erzeugung dieser drei Blätter in der dem phyllotactischen Gesetz gemässen Lage durch entsprechendes Wachsthum und Gestaltveränderung an. Der Zeit nach ist die Erhebung der Blatthöcker an den betreffenden Stellen eine Folge der Gestaltung der Blüthenachse, aber deren Gestaltung und Wachsthum ist die Folge innerer Vorgänge, welche auf die Anlage der Blätter nach bestimmten Divergenzen abzielen[1]). Diese ist mithin schliesslich doch das be-

1) So, wenn ein Blüthenprimordium pentagonal wird, um einen $^2/_5$-Cyklus oder 5zähligen Quirl zu erzeugen, sind es innere, diese Blattstellung vorbereitende Wachsthumsvorgänge, welche die 5eckige Gestalt der Blüthenachse bewirken. Wenn ein

stimmende Moment. Die mechanische Erklärung widerlegt die Spiraltheorie nicht.

5. In Schumann's Werk über den Blüthenanschluss wird noch ein interessanter Fall aufgedeckt, in welchem ein Achselspross terminal zum Muttersprosse entsteht, weshalb ihn der Verfasser allerdings nicht als Achselspross gelten lässt. Es handelt sich um den Blüthenschaft von *Galanthus* und *Leucojum*.

Seit den klassischen Untersuchungen Irmisch's „Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse" hielt man allgemein den Blüthenschaft von *Galanthus* und *Leucojum* für axillär zum letzten, oberen, am Grunde offenen (nicht scheidigen) Laubblatt, und die neben dem Schaft, jenem Laubblatt gegenüber und über dem vorletzten Laubblatt stehende Knospe für die Terminalknospe der Zwiebel. In Fig. 19, Taf. III gebe ich ein Diagramm für *Galanthus;* *S* ist der Schaft mit den zwei Vorblättern $\alpha\beta$ der Blüthe, *K* eine Knospe an seinem Grunde. Dagegen weist nun Schumann nach, dass der Vegetationskegel, nachdem er bei *Galanthus* die beiden Laubblätter 1, 2 erzeugt hat, unmittelbar in dem Blüthenschaft aufgeht; es geht mit ihm dabei eine wesentliche Veränderung vor, er wird nämlich dicker und relativ kürzer, dann erzeugt er zwei Spathablätter (α, β), nicht mehr in der bisherigen Distichieebene der Blätter, sondern senkrecht dazu, rechts und links von derselben. Dann erst zeigt sich über dem unteren Laubblatt ein neuer Vegetationskegel, die Knospe *K*, deren erstes Blatt gegen das untere Laubblatt gestellt ist. Diese Knospe

---

axilläres Primordium eine senkrecht zur Blattmediane gestreckte Ellipsenform annimmt, so geschieht dies darum, weil die Entstehung zweier rechts und links liegender Primanblätter im Werke ist. Auch bei *Linaria*-Arten verbreitert sich nach Vöchting die anfangs rundliche Blüthenachse quer elliptisch, aber nur mässig, weil es nicht wirklich zur Bildung seitlicher Vorblätter kommt. Dass solche phylogenetisch hier unterdrückt sind, ist nicht zweifelhaft; einmal werden sie auf den vegetativen Seitensprossen gebildet, sodann kommen sie am Blüthenspross anderer Scrophulariaceen zur Ausbildung. Auch die absteigende Entwickelung des Kelches von *Linaria*, die mit dem hinteren Sepalum anfängt, ist eine durch den ausgesprochenen Zygomorphismus hervorgerufene Abänderung einer ursprünglicheren Entwickelung nach $^2/_5$ mit Sepalum 2 nach hinten, die noch in den Pelorien nach Vöchting, wie auch bei Verwandten (*Lophospermum* nach Payer, gewiss auch bei *Gratiola* mit zwei deutlich rückwärts convergirenden Vorblättern, also mit hintumläufigem Anfang) stattfindet. Es ist also eine verfrühte Entstehung des kräftigeren hinteren Sepalum und eine Verspätung des schief vorderen, ursprünglich gewiss ersten Sepalum, dann auch des dritten Kelchblattes gegenüber dem vierten und fünften eingetreten.

ist hiernach zu dem unteren Laubblatt axillär, und nicht, wie bisher geglaubt worden, terminal. Dass ihr erstes Blatt vorn, statt wie sonst dorsal steht, das erklärt Schumann damit, dass der übermässig sich vergrössernde und zum Blüthenschaft sich umgestaltende Vegetationskegel als Contactkörper diese Abweichung hervorbringt; während, wenn dieselbe laterale Knospe in einer nicht blühenden Zwiebel angelegt wird, sie ihr erstes Blatt nach der Regel adossirt bildet. Hiermit sei der klare Beweis geliefert, dass unter veränderten Bedingungen das erste Blatt der Achselknospe statt dorsal auch vorn auftreten kann, und das Gesetz, nach welchem das Vorblatt der Achselknospe bei den Monokotylen, wenn nicht lateral, nach hinten fallen müsse, sei nicht mehr aufrecht zu halten. Irmisch sei in einen Irrthum verfallen, indem er sich durch ungenügende Vergrösserungen und falsche Analogien leiten liess. Hieran knüpft Schumann ein längeres Exposé gegen die comparativen Morphologen, welche aus Analogien schliessen, anstatt zu untersuchen, wie die Sache (entwickelungsgeschichtlich natürlich) liegt, während doch gerade die Untersuchung eine besondere Forderung der exacten Wissenschaften sein soll.

Der comparative Morphologe wird, anstatt reumüthig in sich zu gehen, doch noch einiges zu seiner Vertheidigung vorzubringen haben. Die Gründe, welche für die Axillarstellung des Blüthenschaftes und für die Bedeutung der danebenstehenden Knospe als Terminalknospe sprechen, welche grösstentheils schon Irmisch erwogen hat, sind folgende: 1. Die Stellung des ersten Blattes der Knospe über ihrem Tragblatt wäre eine beispiellose Anomalie[1]), während sie ganz normal ist, wenn die Knospe eine Terminalknospe ist, indem dieses Blatt dem vorausgehenden oberen Laubblatt gegenüber in die Distichieebene fällt. Die unzweifelhaften Achselknospen (Nebenzwiebeln) von *Galanthus* bilden doch ihr erstes Blatt normal adossirt, was Schumann auch für den Fall bestätigt, dass dasselbe untere Laubblatt einer nicht blühbaren Zwiebel eine Achselknospe erzeugt. Freilich fällt auch bei *Lolium* die einzige Hüllspelze des Seitenährchens über das (verkümmerte) Tragblatt, aber hier ist es

1) Bei *Nymphaea* scheint zwar das erste Kelchblatt über dem als ablastirt angenommenen Tragblatt des Blüthensprosses zu stehen, aber dieses Kelchblatt (Bracteosepalum) ist, wie zuerst Caspary nachgewiesen und ich im „Reductionsgesetz" noch näher ausgeführt habe, das emporgehobene, in den Kelch aufgenommene Tragblatt selbst, welches also nicht ablastirt ist. Die weibliche Blüthe von *Carya* ist ganz analog gebaut.

nachgewiesen, dass die erste adossirte Hüllspelze nur unterdrückt ist, da sie bisweilen (bei *Lolium temulentum*), entweder ganz oder in zwei Blättchen zertheilt, wiedererscheinen kann. Es müsste also an der betreffenden Knospe von *Galanthus* ein dorsales Blatt durch den Blüthenschaft gehemmt und unterdrückt sein, wofür aber kein Anzeichen vorhanden ist. Doch das sind alles Analogieschlüsse, die der comparative Morphologe im Vertrauen auf eine durchgängige Gesetzmässigkeit macht, die aber Schumann nicht gelten lässt. 2. Dass der Terminalspross die beiden Spathablätter plötzlich in einer zur bisherigen Distichieebene senkrechten Ebene bildet, ist wenigstens sehr ungewöhnlich (bei *Luzula canariensis* wird von Buchenau derartiges angegeben), während die transversale Stellung zweier Vorblätter eines Achselsprosses sehr gewöhnlich und völlig normal ist. Doch ist das freilich kein strenger Beweis, sondern nur ein Analogieschluss. 3. Die zwei Blätter der Spatha verwachsen mit einander (congenital[1]) natürlich), und zwar auf der vom oberen Laubblatt abgewendeten Seite bedeutend höher, „so dass man wohl glauben könnte, dass beide zusammen ein Blatt darstellten, das die Distichie der oberen Blätter fortsetzt". Für einen Terminalspross ist diese Verwachsung zweier Blätter höchst sonderbar, sie kommt sonst nur in Abnormitäten (welche Doppelblätter bilden) vor; dagegen vereinigen sich zwei Vorblätter eines Achselsprosses bei den Monokotylen auf der Dorsalseite desselben sehr oft in ein adossirtes normales Doppelblatt, so anerkanntermassen bei den Alismaceen, und Schumann hat, wie theilweise schon früher Payer, mehrfach nachgewiesen, dass sich ein adossirtes Vorblatt (bei Irideen, Gramineen, *Carex*) mit „in der Zweizahl angelegten Primordien" bildet. Aber auch das sind vielleicht blosse Analogien, die nur dem comparativen Morphologen gewichtig erscheinen. 4. Den schlagendsten Beweis, dass der Blüthenschaft axillär, die Knospe daneben die Terminalknospe ist, liefert aber die Beobachtung Irmisch's, die ich schon vor Jahren, als ich mich mit Zwiebeln beschäftigte, und

---

1) Schumann, der wie alle Genetiker congenitale Vorgänge abweist, gebraucht allerdings nicht diesen Ausdruck, er sagt nur, dass sie am Grunde ungleich hoch verbunden werden, dass sie zusammenhängen, dass die Spatha aus zwei Blättern zusammengesetzt wird. Aber was ist denn das anderes als eine congenitale Verwachsung? Wenn das Wort „Verwachsung" dem Genetiker, der sich darunter nur eine mechanische nachträgliche Verwachsung vorstellt, nicht gefällt, so nenne man es Vereinigung, Vereintwachsthum, womit ganz dasselbe gemeint ist, wie mit der congenitalen Verwachsung (conné, schon von Payer, der doch auch Entwickelungsforscher war, gebraucht).

neuerdings wieder im heurigen Frühjahr bei *Galanthus* selbst verificirt habe, dass „von den untersten Seitenrändern des oberen Laubblattes eine, wenn schon äusserst niedrige Leiste ausgeht, die rings um die Knospe herumläuft“, und dass „manchmal das oberste Laubblatt mit seinen untersten Rändern das Knöspchen, wenn gleich nur wenig, umfasst,“ wie das Irmisch's Fig. 4, Taf. VII für *Leucojum vernum* ganz deutlich zeigt. Das wäre unmöglich, wenn die Knospe in die Achsel des darunter stehenden unteren Laubblattes gehörte. Das ist nun kein Analogieschluss, sondern eine durch exacte Untersuchung gewonnene Thatsache, wenn sie auch keiner grossen Vergrösserungen (nur die einer guten Lupe) bedurft hat. Es ist zu verwundern, dass Schumann auf diese von Irmisch aufgewiesene Thatsache, obwohl er sie selbst citirt, mit keinem Worte erwidert, so wie er auch mein ganz analoges Argument bei den Rhynchosporeen unbeachtet liess. Sicher hat er aber Unrecht, wenn er dem comparativen Morphologen Irmisch in diesem Falle nur Analogieschlüsse zuschreibt und eine Untersuchung der Thatsachen abspricht. Ja, aber die entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen, denen die Entscheidung zusteht, stehen mit der von Irmisch beobachteten Thatsache im Widerspruch. Damit wird der Genetiker im Bewusstsein seiner Ueberlegenheit diese letztere Thatsache abthun. Es ist aber, wie schon vorhin bemerkt worden, ein barer Aberglaube, dass die Ontogenie in allen Fällen sicherere Resultate liefert als die Untersuchung späterer Stadien oder des fertigen Zustandes. Die Entwickelungsgeschichte zeigt nur, wie Eichler einmal sich ausgedrückt hat, wie die Dinge entstehen, und das ist ja auch wissenswerth und interessant, aber keineswegs immer, was sie sind, und doch begnügen sich die Genetiker häufig nicht mit der ersteren Aufgabe, sondern wollen auch den morphologischen Werth und die morphologische Construction auf diesem Wege, und nur auf diesem bestimmt erkennen. Nicht darauf kommt es an, welche Methode man a priori für gewichtiger hält, sondern dass man erwägt, welche von zwei einander scheinbar widersprechenden, durch die beiden häufig antagonistischen Methoden erhaltenen Thatsachen einer anderen, und zwar einer solchen Auffassung fähig ist, durch welche der Widerspruch behoben wird. Sehen wir nun zu, ob eine andere Auffassung entweder des fertigen Zustandes oder der ersten Entwickelungsstadien möglich ist. Ein Achselspross des unteren Laubblattes kann die kritische Knospe schlechterdings nicht sein, weil zwischen

ihr und jenem Laubblatt die Insertion des zweiten, oberen Laubblattes liegt (Fig. 19, Taf. III). Schumann war also im Irrthum, als er diese Knospe mit der wirklichen Axillarknospe des nämlichen Laubblattes der nicht blühenden Zwiebel identificirte; denn diese ist eine richtige Axillarknospe desselben, weil in der sterilen Zwiebel das zweite Laubblatt scheidig geschlossen ist und seine Insertion über der betreffenden Axillarknospe verläuft. Darum hat diese Axillarknospe auch richtig ihr Vorblatt adossirt. Man könnte erwägen, ob nicht das erste Blatt der Knospe eigentlich ihr Tragblatt ist, dann wäre ihre Stellung über dem unteren Laubblatt erklärt und ihr wirkliches erstes Blatt würde normal adossirt sein. Aber auch dies ist nicht möglich, weil das fragliche vordere Blatt eine geschlossene Scheide besitzt und seinen Ventraltheil dem Blüthenschaft zukehrt, während es ihn als Tragblatt der Seitenknospe umfassen müsste. Es bleibt also nichts anderes übrig, als dass die kritische Knospe entweder eine von Anbeginn seitlich abgelenkte (im phylogenetischen Sinne ursprüngliche) Terminalknospe oder eine dem oberen Laubblatt opponirte „extraaxilläre“ Knospe ist, vergleichbar der extraaxillären Ranke (oder Blüthenstand) einer Ampelidee. Beide Alternativen sind aber ein und dasselbe, nur verschieden in der Sprache der comparativen Morphologie und der ontogenetischen Morphologie ausgedrückt. Denn der „extraaxilläre Spross“ dieser Art, wie er der Entwickelung nach erscheint, ist wiederum nichts anderes als der abgeschwächte, verspätet und lateral unter dem sehr kräftigen, terminal erzeugten Achselspross hervorbrechende Vegetationskegel des nämlichen Sprosses, welcher den terminalen Achselspross über dem letzten Blatte erzeugt hat, wie ich Analoges oben für die Ampelideen und Rhynchosporeen nachgewiesen habe. Damit ist eine andere Auffassung der Entwickelungsgeschichte ermöglicht. Der Blüthenschaft der beiden Amaryllideengattungen ist zwar wirklich und wahrhaftig terminal entstanden, aber trotzdem ein Axillarspross des obersten Laubblattes, welcher im Entstehen den ganzen bisherigen Achsenscheitel verbraucht hat, und die Knospe ist zwar lateral darunter angelegt, aber dennoch eine directe Fortsetzung der die Laubblätter erzeugenden Achse, also einer Terminalknospe äquivalent. Ohne Zweifel ist diese Entwickelung eine phylogenetisch spätere Abänderung der Entwickelungsgeschichte in Folge des veränderten statischen Momentes, des Kraftverhältnisses: was ursprünglich lateral war, der Achselspross, ist relativ gekräftigt (die Kräftigkeit hebt ja auch

Schumann hervor) terminal, und was ursprünglich terminal war, die Knospe, ist, weil relativ schwächer, damit auch lateral geworden. Damit hat sich aber nichts weiter geändert: der Achselspross hat trotz seiner terminalen Stellung die transversalen, zu einem rückwärts höheren Doppelblatt sich vereinigenden Vorblätter behalten, wie wenn er lateral entstehen würde. Die scheinbare Achselknospe hat ihr erstes Blatt dort, wo sie es auch als kräftige Terminalknospe haben würde, und es bedarf keiner imaginären Contactwirkung seitens des kräftigen Blüthenschaftes, um diese Stellung aufzuklären. Es ist so, „das Bild, welches das reale (ontogenetische) Object bietet, ist hier nur eine Täuschung, eine Vorspiegelung der Natur", um Schumann's Worte zu gebrauchen, es täuscht aber nur den entwickelungsgläubigen Genetiker, der das Bild nur nach dem Schema: terminal-lateral beurtheilt, ohne zu ahnen, dass phylogenetisch eine ontogenetische Umkehrung in diesen beiden relativen Stellungen stattgefunden hat. Wir haben hier, wie bei der Fächel der Rhynchosporeen wieder einen jener ziemlich zahlreichen Fälle vor uns, wo die Untersuchung des fertigen Zustandes sammt den comparativ erkannten Analogien vor aller Entwickelungsgeschichte die richtige Erkenntniss ermöglicht hat, während die spätere Untersuchung der Entwickelungsgeschichte, welche das frühere Resultat umstürzen wollte, nur zum Irrthum verleitet hat. Das frühere Stadium in der Entwickelungsgeschichte der *Galanthus*-Zwiebel verleitete dazu in zweifacher Beziehung, erstens durch die terminale Entstehung des Achselsprosses und zweitens dadurch, dass im ersten Stadium die wahre Insertion des zweiten Laubblattes, die von seinen Blatträndern ausgehende, die lateral gewordene Terminalknospe umfassende Leiste, wohl noch nicht ersichtlich ist, sondern erst später nach Erhebung des Blattgrundes im fertigen Zustand so deutlich sich zu erkennen giebt. Es ist das also dieselbe Fehlerquelle, welche früher auch für die Beurtheilung des Blüthenstandes der Rhynchosporeen nachgewiesen worden ist.

Die wissenschaftliche Morphologie hat die Homologien der Glieder festzustellen. Darin besteht die morphologische Deutung und Werthschätzung. Die comparative Morphologie that das seit Anfang dieses Jahrhunderts, anfangs in mehr idealistischer Weise, seit der Anerkennung der Descendenzlehre mit Rücksicht auf reale phylogenetische Vorgänge, soweit sie solche durch die vergleichende

Methode zu ermitteln vermag. Die ontogenetische Morphologie strebt ebenfalls nach der Erkenntnis der homologen Glieder, sie hat sich aber öfter mit gewissen, wie sie meint, selbstverständlichen Axiomen den Weg dazu verlegt. Ein solches Axiom ist dieses, dass terminale Glieder an gleichem Orte stets einander homolog sind, und laterale Glieder desgleichen, dass aber nie ein terminales Glied einem anderwärts erzeugten lateralen homolog sein kann. Ein terminal zum Muttersprosse angelegter axillärer Tochterspross ist dieser Morphologie homolog und identisch mit einem Endtriebe des Muttersprosses (*a* in unserer Fig. 4 homolog mit *v* in Fig. 1, Taf. III), ist also gar kein Achselspross, da ein solcher nach ihr immer lateral angelegt wird und in seiner Wachsthumsrichtung von der des mütterlichen Sprosses abweichen muss. Der seitlich unter dem terminalen Achselspross hervorwachsende Vegetationspunkt ist für sie, eben weil er lateral ist, homolog mit einem Tochtersprosse, und wird entweder als extraaxillärer Tochterspross, oder wenn er nahe genug über einem älteren Blätte entspringt, für dessen Achselspross erklärt. Beispiele einer solchen Homologisirung bieten der Stamm der Weinreben, die Fächel der Rhynchosporeen, Zwiebel und Schaft von *Galanthus* und *Leucojum*. Aber das Axiom der entwickelungsgeschichtlichen Morphologie ist falsch und die obigen Homologien, zu denen sie damit gelangt, sind falsch, weil hier eine Entwickelung nach dem Gesetz der zeitlich-räumlichen Verkehrung vorliegt. Das sonst dem Ursprung nach Laterale, der Achselspross, ist terminal geworden, und das gemeiniglich Terminale, der Vegetationspunkt des Muttersprosses (bei Ampelideen die Ranke, bei Rhynchosporeen die Blüthe, bei *Galanthus* die Blattknospe), ist lateral geworden. Die früheren Homologien sind aber unverändert dieselben geblieben. Ein Sympodium bleibt ein Sympodium, eine Wickel bleibt eine Wickel und kann nie zur Traube werden, mag die Verzweigung pleuroblastisch oder akroblastisch oder auch dichoblastisch erfolgen. Bei der Borragineenwickel kann sich die zeitliche Umkehrung noch steigern. Das kräftigere Glied entsteht nämlich nicht nur terminal, sondern auch früher, das schwächere nicht nur lateral, sondern auch später. Wenn die Achselknospe terminal wird, so entsteht sie auch früher, der abgeschwächte, lateral hervorgesprosste eigentliche Endtrieb verspätet. Sind beide gleich stark, so sprossen beide gleichzeitig von der bisherigen Richtung divergirend in einer Dichotomie. Wenn eine Wickel dichoblastisch oder akroblastisch (oder zwischen beiden Typen intermediär) sich entwickelt, so ent-

steht ein „Vegetationspunkt“, der entweder dichotomirt oder die Blüthen seitlich erzeugt. Was ist nun dieser Vegetationspunkt, der nicht mit dem Vegetationspunkt eines einzelnen Sprosses identisch ist? Bei der pleuroblastischen Verzweigung entsteht am Grunde der mütterlichen Blüthenanlage eine Blüthenanlage höheren Grades, natürlich später als jene. Wird die Verzweigung dichoblastisch, so ist nur der eine Zweig der Dichotomie eine Blüthenanlage, der andere muss erst wieder dichotomiren, bevor eine zweite Blüthe höheren Grades, relativ also verspätet, entsteht, u. s. f. Der Dichotomiezweig, der abermals dichotomiren wird, ist also noch nicht die folgende Blüthe, sondern ein Blüthenbildner, seine Verbreiterung ist also der erste Schritt zur Blüthenbildung. Deshalb kann er als Vegetationspunkt der Wickel bezeichnet werden. Wird die Verzweigung vollkommen akroblastisch, so hat deren Vegetationspunkt vollkommene terminale Lage und die Blüthe entsteht noch später lateral. Aber die Verspätung der Blüthenanlage, also des eigentlichen morphologischen Endprodukts des darunter befindlichen Sympodialgliedes, kann noch grösser werden, wie in den kräftigen Wickeln von *Symphytum* Fig. 12, Taf. III; dann erscheint der Vegetationspunkt noch mächtiger, weil er die noch mehr sich verspätende, zurückgehaltene Blüthenanlage in sich enthält. Am Gipfel der Wickel baut sich zunächst das Sympodium auf, allerdings ganz wie ein Monopodium aussehend (daher es Warming ein Pseudomonopodium nannte), die Blüthen, die morphologischen Spitzen seiner obersten Glieder, erscheinen verspätet und lateral.

Dort, wo das Gesetz der zeitlich-räumlichen Verkehrung waltet, ist die Entwickelungsgeschichte erst dann verständlich, wenn eine gründliche Untersuchung des fertigen Zustandes und eventuell ein umfassender morphologischer Vergleich, nicht nur der systematisch verwandten Typen, sondern wo möglich auch der Wachsthumsvariationen vorhergegangen sind. Sonst, wenn die Homologien nur aus der Entwickelungsgeschichte herausgelesen werden, bewirkt die zeitlich-räumliche Verkehrung, dass wieder nur Verkehrtes dabei herauskommt.

Figuren-Erklärung.

Tafel III.

Fig. 1. Schema der pleuroblastischen Verzweigung.
Fig. 2. Schema der dichoblastischen Verzweigung.
Fig. 3. Uebergang zur akroblastischen Verzweigung.
Fig. 4. Schema der akroblastischen Verzweigung.
In allen vier Figuren ist v der wahre Vegetationspunkt oder Scheitel des Muttersprosses, a der Achselspross, b dessen Tragblatt, b^1 ein tiefer stehendes Blatt.
Fig. 5. Fächel von *Schoenus ferrugineus.*
Fig. 6. Schema der Entwickelung derselben Fächel nach Schumann's Angaben, nach Fig. 5 und 4 interpretirt.
In beiden Figuren sind b_1 b b^1 die obersten Spelzen der Achse I, die mit Blüthe f^1 endigt; f^2 die zum Achselspross II von b^1 morphologisch terminale Blüthe, b^2 deren Vorblatt; f^3 Terminalblüthe des Sprosses III, der zu b^2 axillär ist, unter ihr das Vorblatt b^3 trägt.
Fig. 7. *A* Zwei übereinander successive auf der Achse erzeugte Glieder a b. *B* Beide Glieder anfangs in einem Primordium p vereinigt, dann das kräftigere obere b terminal, das schwächere infraponirte a lateral und später hervorgewachsen.

Fig. 8, 9, 10, 11. Vier Stadien einer typischen Borragineenwickel, I, II, III, IV Blüthen der Wickel, 1—5 Kelchblätter; v, v^1, v^2, v^3 Vegetationspunkt der vier Stadien; b^1, b^2, b^3, b^4 Vorblätter der Blüthen I—IV.

Fig. 12. Akroblastische Wickel von *Symphytum officinale* mit grossem Vegetationspunkt v nach Goebel. Blüthen wegen des Vergleiches mit Fig. 11 mit I, II, III bezeichnet; IV die Stelle des Vegetationskegels, wo Blüthe IV noch nicht erschienen ist.

Fig. 13. Anfang der Doppelwickel von *Anchusa officinalis* nach Schumann. *T* die Terminalblüthe des Dichasiums, 1—5 deren Sepala, α, β deren Vorblätter, α^1 Vorblatt des Achselsprosses von β, s^1 erstes Sepalum der ersten Wickelblüthe f; v Vegetationskegel der Wickel aus β. *B* Tragblatt der Doppelwickel.

Fig. 14. Diagramm dazu. Der Pfeil giebt die Richtung der Blattspirale an.

Fig. 15. Diagramm einer Blüthe der Borragineenwickel, nur mit einem Vorblatt α. Bezeichnung wie in Fig. 13 und 14.

Fig. 16. Diagramm der Borragineenblüthe nach Eichler's und Wydler's Auffassung.

Fig. 17. Gipfeltheil einer deckblattlosen Borragineenwickel von der Seite, schematisch.

Fig. 18. Inflorescenz von *Sisyrinchium anceps;* b steriles, b^1 fertiles Hüllblatt; letzteres die Terminalblüthe 1 des Schaftes am Grunde ein wenig umfassend; b^2 Vorblatt der Blüthe 2, b^3 das der Blüthe 3.

Fig. 19. Diagramm der blühenden Zwiebel von *Galanthus nivalis.* 1, 2 die dem Schaft *S* voraufgehenden Blätter der Zwiebel. Blatt 2, nach der Knospe *K* zu offen, umfängt sie mit einer wallartigen Blattspur; 3, 4 Blätter der Knospe (der verkleinerten lateral gewordenen Terminalknospe); α, β Vorblätter der zum Schaft *S* terminalen Blüthe, zur Spatha vereinigt.

Die Kerntheilungen in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten.

Von

H. O. Juel.

Mit Tafel IV.

Bei den älteren Mykologen hatte das Wort „Basidie“ eine viel weitere Bedeutung als heut zu Tage, wo man nur bei Basidiomyceten von Basidien redet. Noch in De Bary's Morphologie der Pilze [7 [1]), p. 65, 69] lebt jene Anwendung des Wortes fort, insofern hier überhaupt alle conidienabschnürenden Zellen Basidien heissen. Bei den Basidiomyceten ist daher nach De Bary die Basidie immer eine Zelle. Bei den Tremellineen (inclusive Auricularieen) nennt er zwar die junge, ungetheilte Basidienzelle „primäre Basidie“, aber die definitiven, eigentlichen Basidien sind nach seiner Terminologie doch die vier Theilzellen (7, p. 330), welche also den einzelligen Hymenomyceten-Basidien homolog sind.

Dessen ungeachtet betrachtet De Bary die Basidiomyceten als eine natürliche Abtheilung der Pilze, welche auf einen gemeinsamen Ursprung zurückzuführen sei. Diesen Ursprung findet er in den Uredineen, deren Promycelien den Basidien der Tremellineen homolog sind. Von den Tremellineen leitet er dann die höheren Basidiomyceten, die Hymenomyceten und die Gastromyceten, ab.

Brefeld, der durch seine Untersuchungen unsere Kenntnisse über sämmtliche Basidiomyceten wesentlich vertieft hat, führte eine schärfere Begrenzung des Basidienbegriffes durch. Den Ursprung der Basidien sucht Brefeld in den verschiedenen Conidienträgern. Zwischen Conidienträger und Basidie macht er zwar keinen principiellen Unterschied, doch wird die Basidie durch ihren höheren

---

1) Die fett gedruckten Zahlen weisen auf das Literaturverzeichniss hin.

Differenzirungsgrad vom Conidienträger mit genügender Schärfe getrennt, sie ist nämlich ein Conidienträger, der typisch und regelmässig in der Gestalt und in der Gliederung und namentlich in der Zahl der Sporen geworden ist (2, p. 193). Die einzellige Autobasidie ist der vierzelligen Protobasidie, und nicht deren einzelnen Theilzellen, homolog und in gewissen Fällen auch aus einer Protobasidie entwickelt. Brefeld leitet nämlich die Autobasidientypen der Gattungen *Tulostoma* und *Dacryomyces* aus den resp. Protobasidientypen von *Pilacre* und *Tremella* ab (2, p. 196 u. f.)

Als Ausgangspunkt für die Entwickelung der Basidien nimmt Brefeld nicht irgend eine gemeinsame Grundform an, sondern er hebt vielmehr ausdrücklich hervor, dass die verschiedenen Basidientypen auf verschiedene Typen von Conidienträgern zurückzuführen sind und niemals alle von einander natürlich abgeleitet werden können (2, p. 194). Als Beispiele einer Entwickelung von Basidien aus Conidienträgern betrachtet er die Gattungen *Pilacre*, *Tomentella* und *Heterobasidion*, wo er vermittelnde Uebergangsformen zwischen Basidien und Conidienträgern gefunden hat.

Noch weiter in derselben Richtung geht Möller, welcher die Abstammung eines Autobasidientypus aus einem Protobasidientypus in keinem Falle einräumen will und also annimmt, dass auch die Basidien von *Tulostoma* und *Dacryomyces* sich aus besonderen Conidienträgern entwickelt haben (**13**, p. 151).

Wenn die Auffassung Brefeld's und Möller's richtig ist, so können die Basidiomyceten kaum als eine natürliche Abtheilung der Pilze gelten, sondern vielmehr als ein Complex von analog entwickelten Typen, deren gegenseitige Verwandtschaft wenigstens zweifelhaft erscheinen muss.

Durch die Einführung histologischer Untersuchungsmethoden in das Gebiet der Mykologie wurde auf die Vorgänge innerhalb der Fortpflanzungsorgane der Pilze in mehreren Punkten ein neues Licht geworfen. Auch in Betreff der Basidien sind neue Thatsachen bekannt geworden, welche auch zu der Aufstellung neuer Theorien über diese Organe geführt haben. Sehr originell ist die Theorie Dangeard's über die Sexualität der höheren Pilze (3, 4, 5). Die Basidie (sowie der Ascus) ist nach dieser Theorie ein Sexualorgan, ein „Oogon", jedoch ein hermaphroditisches, da es einen männlichen und einen weiblichen Kern zugleich enthalten soll. Die sexuelle Natur der in diesen Organen stattfindenden Kernverschmelzungen ist jedoch nicht bewiesen, und zu den wirklich sexu-

ellen Organen der übrigen Kryptogamen zeigen die Basidien und Ascen keine sicheren Homologieen.

Wenn ich also der Basidientheorie Dangeard's nicht beipflichten kann, so finde ich doch die Thatsachen, die er zur Begründung seiner Theorie vorgebracht hat, überaus wichtig für eine richtige Beurtheilung der Basidien. Es geht nämlich aus seinen Untersuchungen hervor, dass in den Basidien, welchem Typus sie ihrer äusseren Gestaltung nach auch angehören, immer dieselben Vorgänge der Kernverschmelzung und Kerntheilung wiederkehren.

Nachdem Rosenvinge (16) zuerst constatirt hatte, dass in den Basidien der Hymenomyceten immer ein Kern auftritt, der sich später in vier (oder acht) Kerne theilt, und Rosen (15) zu der Ansicht gelangt war, dass jener Basidienkern durch Verschmelzen von sechs oder acht kleineren Kernen entstanden sei, wurden von Wager (21, 22) die Kerntheilungen in der Basidie einiger Hymenomyceten zum ersten Mal ausführlich und klar dargestellt. Dann hat Dangeard seine oben erwähnten Untersuchungen (6), in welchen alle Hauptabtheilungen der Basidiomyceten berücksichtigt sind, und welche vor allem die Kernverschmelzung in den Basidien feststellen, veröffentlicht. Die Vorgänge in den Teleutosporen und Basidien der Uredineen sind um dieselbe Zeit von Dangeard und Sappin-Trouffy (6), Poirault und Raciborski (14) beschrieben worden. Sehr ausführlich werden diese Verhältnisse bei den Rostpilzen in einer Abhandlung von Sappin-Trouffy (18) behandelt.

Die gegenseitig sich ergänzenden Resultate aller dieser Forscher auf dem Gebiete der Pilzhistologie haben es wenigstens sehr wahrscheinlich gemacht, dass bei allen Basidiomyceten die junge Basidie zuerst zwei kleine primäre Kerne enthält. Diese verschmelzen und bilden den secundären Basidienkern, der zu einer bedeutenden Grösse heranwächst. Dann tritt dieser in Theilung ein, und in zwei karyokinetischen Theilungsschritten werden vier für die Sporen bestimmte Kerne erzeugt[1]).

Die Thatsachen der inneren Morphologie der Basidien ergeben also eine grössere Uebereinstimmung zwischen den verschiedenen Basidientypen als diejenigen der äusseren Morphologie, und ich bin

1) In Basidien mit mehr als vier Sporen, wie sie z. B. bei mehreren Gastromyceten auftreten, kommen wohl wahrscheinlich mehr als zwei Theilungsschritte vor. Zweisporige Basidien haben verschiedene Hymenomyceten und die Dacryomyceten. Die Verhältnisse bei *Dacryomyces* zeigen indess, dass die Vorgänge in einer zweisporigen Basidie ganz nach dem allgemeinen Schema stattfinden können.

daher zu der Ansicht gelangt, dass alle Basidien morphologisch identische Gebilde sind, welche auf einen gemeinsamen Ursprung zurückgeführt werden können. Was das aber für ein Ursprung sei, das ist, soweit ich sehen kann, zur Zeit eine schwebende Frage[1]).

Die bisher citirten Verfasser auf dem histologischen Gebiete haben im Allgemeinen nicht die Aufklärung der Phylogenie der Basidiomyceten zum Zweck gehabt. Dagegen wird in einem Aufsatze von Van Tieghem (20) ein Versuch gemacht, die Kerntheilungsvorgänge in den Basidien für ein System dieser Pilze zu verwerthen. Er behauptet, dass in Basidien mit terminal gelegenen Sporen die Kerntheilungen in transversaler Richtung geschehen, und dass in Basidien mit lateraler Sporenlage diese Theilungen in longitudinaler Richtung ausgeführt werden. Nähere Beschreibungen und Abbildungen dieser Theilungen fehlen, auch wird kein anderer Autor als Quelle angegeben. Die Angaben über *Tremella* und *Auricularia*, deren Kerntheilungen, soweit ich weiss, bisher nicht beschrieben waren, werden durch meine Untersuchungen bestätigt. Van Tieghem betrachtet die Stellung der Sporen, welche nach seiner Meinung immer von der Richtung der Kerntheilungen abhängig ist, als einen caractère essentiel und theilt daher die Basidiomyceten zuerst in *Acrosporés* und *Pleurosporés*. Jede dieser Gruppen wird dann in *Holobasides* mit ungefächerten und *Phragmobasides* mit gefächerten Basidien eingetheilt, dies sei nämlich ein caractère accessoire (l. c., p. 87).

Der unten von mir vorgelegte Versuch, einen Stammbaum der Basidiomyceten aufzustellen, schliesst sich an die Classification Van Tieghem's ziemlich nahe an. Ein wesentlicher Unterschied liegt jedoch darin, dass meine Eintheilung ein Bild der phylogenetischen Entwickelung sein soll, während Van Tieghem diesen Gesichtspunkt nicht in Betracht zieht. Die Stellung der Sporen an der Basidie, welche Van Tieghem zum ersten Eintheilungsgrund gewählt hat, ist zwar ein sehr wichtiges Merkmal, aber eine phylogenetische Eintheilung kann darauf nicht gegründet werden. Denn

---

1) Dass zwischen Basidien und Ascen eine gewisse Uebereinstimmung im Verhalten der Kerne besteht, ist durch die Untersuchungen Dangeard's (4) und Harper's (8, 9) festgestellt worden, und der Erstere hält auch Basidien und Ascen für Sexualorgane ganz homologer Natur. Zwischen der endogenen Sporenbildung im Ascus und der exogenen an der Basidie liegt jedoch eine Kluft, die erst mit vermittelnden Formen auszufüllen wäre, und die Beziehungen zwischen Basidien und Ascen scheinen mir daher noch ebenso räthselhaft wie der Ursprung der Basidien.

die terminale Lage der Sporen, welche die zweckmässigste Construction der ungefächerten Basidie bedeutet, kann ein secundär hinzugekommenes Merkmal sein, wie das Beispiel von *Dacryomyces* zeigen wird. Die Lage der Sporen ist bei diesem Typus von der Kerntheilungsrichtung vollkommen unabhängig, und die von mir auf Grund der Kerntheilungen aufgestellten Hauptreihen fallen daher mit Van Tieghem's *Acrosporés* und *Pleurosporés* nicht zusammen.

Im Folgenden werde ich die mir aus der Literatur bekannt gewordenen Angaben über Kernverschmelzungen und Kerntheilungen in Basidien nebst meinen eigenen Untersuchungen in systematischer Reihenfolge zusammenstellen.

Puccinieae[1]).

Ueber diese Gruppe habe ich selbst keine Untersuchungen angestellt, sondern ich citire die ausführliche Abhandlung Sappin-Trouffy's (18), wo alle für meinen jetzigen Zweck nöthigen Thatsachen zu finden sind. Er hat zahlreiche Arten aus neun verschiedenen Gattungen untersucht und hat bei allen eine Verschmelzung zweier Kerne in der Teleutospore (d. h. in jeder Zelle der sogenannten Teleutosporen) constatiren können[2]). Auch in den Kerntheilungen in der Basidie (d. h. im Promycel), herrscht in der ganzen Gruppe eine grosse Uebereinstimmung. Der secundäre Kern der Teleutospore wandert in das Promycel hinein und tritt in der Mitte desselben in Theilung ein. Die Längsrichtung der langgestreckten Kernfigur fällt mit der Längsachse des Promycels zusammen. Nach der Theilung entfernen sich die Tochterkerne von einander in entgegengesetzten Richtungen, und an der Mitte des Promycels entsteht eine Querwand. In jeder der Tochterzellen wiederholen sich dann dieselben Vorgänge, wobei die Richtungen der Kernfiguren und Scheidewände dieselben sind, wie bei der ersten Theilung. Nur drei Querwände werden gebildet, so dass die unterste Zelle der Basidie mit dem Teleutosporenraum in Continuität steht.

---

1) Van Tieghem's Eintheilung der Uredineen in zwei Hauptgruppen, Puccinieae und Coleosporieae, muss, wenigstens wenn man die Basidie als die Hauptfruchtform der Uredineen betrachtet, als die natürlichste erscheinen.

2) Nur in den Teleutosporen von *Endophyllum* soll die Kernverschmelzung unterbleiben.

Die Kernfiguren haben also in den Puccinieen-Basidien immer eine longitudinale Richtung und stehen senkrecht auf den regelmässig nach jeder Kerntheilung gebildeten Querwänden.

Coleosporieae.

Diese Gruppe unterscheidet sich von den Puccinieen dadurch, dass die Teleutospore direct zur Basidie wird, dass also kein Promycel gebildet wird[1]). Von den zur Zeit näher bekannten Uredineen gehören wahrscheinlich zu dieser Gruppe ausser *Coleosporium* auch die Gattungen *Ochropsora* Diet., *Chrysopsora* Lagerh. und *Trichopsora* Lagerh.

Nur bei *Coleosporium* sind die Vorgänge in den Basidien bekannt, nämlich durch Untersuchungen von Poirault u. Raciborski (14) und von Sappin-Trouffy (17). In den jungen Basidien liegen zwei kleine primäre Kerne, welche verschmelzen und den grossen, mit einem sehr zierlichen Chromatinfaden versehenen secundären Basidienkern bilden. Dieser Kern liegt in der Mitte der länglichen Basidie und tritt hier in Theilung ein. Die Kernspindel ist longitudinal gerichtet. Die Tochterkerne entfernen sich von einander und treten fast unmittelbar in die zweite Theilung ein, zwei in der Längenrichtung liegende Kernspindeln erzeugend. Gleichzeitig entsteht zwischen ihnen, an der Mitte der Basidie, eine transversale Wand. Die in jeder Tochterzelle gebildeten Enkelkerne rücken ein wenig auseinander, und zwischen ihnen wird je eine neue Querwand angelegt.

Ich habe die Kerntheilungsvorgänge in den Basidien von *Coleosporium Campanulae* (Pers.) Lév. untersucht und kann die von den oben citirten Verfassern gewonnenen Resultate, so weit als sie eben referirt wurden, nur bestätigen. Mit ihren Darstellungen von der Kernfigur selbst bin ich jedoch nicht einverstanden, und daher halte ich es für nöthig, meine Auffassung über diesen Punkt mitzutheilen.

Ich habe das Teleutosporenmaterial der genannten Art in schwacher Flemming'scher Flüssigkeit fixirt und successive durch

---

1) Die Sache wird von mehreren Verfassern so ausgedrückt, dass hier ein „inneres Promycel" auftritt, oder dass ein Promycel durch die Viertheilung der Teleutospore angedeutet wird. Solche Umschreibungen können den wahren Sachverhalt, nämlich das Fehlen eines Promycels, nicht verhüllen.

Alkohol und Cedernholzöl in Paraffin eingebettet. Die aufgeklebten Mikrotomschnitte wurden mit Terpentin, Alkohol und Wasser ausgewaschen und dann mit einer Chromlösung gebeizt. Ein solches Nachbeizen wird (ich erinnere mich nicht von welchem Verfasser) für älteres oder zu viel ausgewaschenes Material empfohlen, ich habe es aber immer sehr vortheilhaft gefunden, die Schnitte zu beizen, wenn ich die Flemming'sche Dreifärbung anwenden will. Zum Beizen eignet sich eine alte, durch Oxydation gebräunte 1proc. Chromsäurelösung am besten, indessen thut auch eine verdünnte Lösung der von Rawitz für Färbung mit Alizarin in Anwendung gebrachten „Chrombeize GAI" (bei Grübler zu beziehen) denselben Nutzen. Die Schnitte standen 24 Stunden in der Beize, wurden abgespült, ein wenig in Alkohol nachgehärtet, und dann nach dem von Strasburger (19, p. 60) beschriebenen Verfahren in Safranin („wasserlöslich"), Gentiana-Violett und Orange G. gefärbt. Statt Orange G. wandte ich oft Lichtgrün F. S. an, und zwar mit eben so gutem oder fast besserem Erfolge.

Die Bilder von Kerntheilungen, die ich bei dieser Methode erhielt, scheinen mir den sonst bei Pilzen bekannten Kernfiguren weit ähnlicher zu sein als die von Poirault, Raciborski und Sappin-Trouffy mitgetheilten Abbildungen, in denen die Kerntheilungsfiguren einen ziemlich fremdartigen Habitus zeigen.

Wenn die Färbung gelungen ist, erscheint im ruhenden secundären Kern der Basidie der Nucleolus intensiv roth und der Chromatinfaden schwach aber deutlich violett gefärbt. Wenn sich der Kern zur Theilung anschickt, zieht er sich ein wenig zusammen, der Nucleolus schwindet allmählich, und der Chromatinfaden verwandelt sich in eine ziemlich dichte, feinkörnige oder vielleicht feinfädige Masse von violetter Farbe. In dieser Masse wird dann ein kurz stabförmiger Körper sichtbar, der sich in derselben Weise färbt, wie früher der Nucleolus. Der Körper streckt sich und wird langcylindrisch oder spindelförmig. Er nimmt eine longitudinale Stellung ein und liegt jetzt mitten im Kerne, mit beiden Enden aus demselben hinausragend (Fig. 1, Taf. IV). An jedem Pole des Stabes liegt eine gerundete Masse einer Substanz, die sich weder roth noch violett färbt, und welche äusserst zarte fadenähnliche Fortsätze in den Zellraum nach allen Richtungen aussendet, so dass die Spindelpole von Strahlenfiguren umgeben werden. Um die Mitte des Spindelkörpers liegt das Chromatin als eine feinkörnige oder feinfädige Masse, die noch den Umriss des Kernes zeigt. Die rein

violette Färbung spricht dafür, dass diese Masse wirklich aus dem Chromatinfaden entstanden ist, aber individualisirte Chromosome konnte ich zu keiner Zeit unterscheiden.

In einem späteren Entwickelungsstadium war der Spindelkörper länger geworden, und die Chromatinmasse erschien an der Mitte eingeschnürt. Das noch spätere Stadium, welches in Fig. 2, Taf. IV dargestellt wird, zeigt die Spindel noch länger und erheblich verdünnt. Die ungefärbte Substanz und die Strahlung um die Pole ist ziemlich unverändert. Aber das Chromatin hat sich in zwei Portionen getheilt, welche an die Pole gerückt sind. Die Färbung und die Structur dieser Substanz ist dieselbe wie vorher.

Der stabförmige Körper, welcher auch von Sappin-Trouffy (18, p. 200) als „un axe de substance achromatique“ erwähnt wird, ist offenbar mit dem Spindelkörper der unten beschriebenen Kernfiguren von *Exidia* identisch, obgleich er eine andere Färbung zeigt. Er kann nicht direct aus dem Nucleolus entstanden sein, denn vor seinem Erscheinen ist der Nucleolus verschwunden, aber vielleicht wird die Nucleolussubstanz dennoch zu seinem Aufbau verwendet. Die strahlende Substanz um die Spindelpole ist offenbar ein Kinoplasma, dessen centraler Theil vielleicht als ein Centrosom aufgefasst werden kann.

Das Chromatin tritt in der Kerntheilungsfigur von *Coleosporium* in einer anderen Form auf als bei den eigentlichen Basidiomyceten, wo es in kleinen, der Spindel anhaftenden Körnchen erscheint. Die oben citirten Verfasser sahen bei *Coleosporium* zwei grosse Chromosome, welche sich spalteten, um vier Tochterchromosome zu bilden. Ich konnte keine solche Chromosome sehen, mir zeigten sich nur Chromatinmassen von unbestimmter Form. Ich halte es für wahrscheinlich, dass diese Massen aus einer grossen Zahl zarter Chromatinfäden bestehen.

In Fig. 4 und 5, Taf. IV sind zwei Fälle einer abweichenden Lage der Wände in Teleutosporen von *Coleosporium Campanulae* abgebildet. Diese schiefen oder longitudinalen Wände beweisen nicht, dass die Lage der Wand der Richtung der vorausgehenden Kerntheilung parallel sein kann, denn auch die Lage der Kernspindel ist ohne Zweifel in diesen Fällen eine abweichende gewesen. Ich habe nämlich in ein paar Fällen Spindeln des zweiten Theilungsschrittes gesehen, welche schief oder transversal gerichtet waren. Der eine Fall ist in Fig. 3 abgebildet. Nach so gerichteten Kerntheilungen müssen schiefe oder longitudinale Wände, wie die in

Fig. 4 und 5 abgebildeten, entstehen. Eine solche Stellung der secundären Scheidewände in der Teleutospore ist nach Lagerheim's Angabe (12, p. 99) für *Coleosporium Elephantopodis* (Schwein.) Thüm. geradezu charakteristisch.

Auricularineae.

Sappin-Trouffy (17, p. 57) untersuchte *Auricularia auricula-Judae* L. und wies die auffallende Uebereinstimmung der Basidie dieser Gattung und derjenigen von *Coleosporium* nach. Er zeigte, dass in der jungen Basidie zwei kleine Kerne verschmelzen, dass eine zweimalige Kerntheilung stattfindet, und dass nach jeder Kerntheilung eine transversale Wand zwischen den beiden neuen Kernen angelegt wird. Die Kerntheilungsacte werden nicht beschrieben.

Auricularia mesenterica Dicks. ist der einzige Repräsentant dieser Gruppe, der im mittleren Schweden zu haben ist, und ich musste also diese Art für meine Untersuchungen verwenden, obgleich sie ein in mehrfacher Hinsicht ungünstiges Object ist. Die Basidien sind nämlich von einer ungewöhnlichen Länge und bilden ein sehr dickes Hymenium, und sie sind oft ein wenig geschlängelt, so dass sie in einem dünnen Schnitte nicht leicht ganz zum Vorschein kommen. Dazu kommt noch, dass die eingebetteten Stücke sehr hart und schwierig zu schneiden sind.

Nach vielem Suchen gelang es mir Kerntheilungen in den Basidien zu finden. Das Material, in welchem sie auftraten, war mit Boveri's Pikrin-Essigsäure-Gemisch fixirt und nach Heidenhain's Eisen-Hämatoxylin-Methode gefärbt[1]). Diese Combination giebt recht gute Kernbilder von einer distincten schwarzen Farbe. In Bezug auf die feinsten Structurverhältnisse, wie das Kinoplasma, steht diese Methode jedoch hinter der Flemming'schen Fixirung und Färbung zurück.

Der secundäre Kern liegt ungefähr in der Mitte der cylindrischen Basidie, und dem engen Raume sich fügend hat er eine verlängerte Form angenommen. Er zeigt einen deutlichen Nucleolus und ein zierliches Chromatingerüst (Fig. 6, Taf. IV).

Ohne sich von der Mitte der Basidie zu bewegen, tritt der Kern in Theilung ein (Fig. 7, 8, Taf. IV). Die Kernfigur besteht

1) Vergl. Strasburger's Practicum (19), p. 612.

aus einem longitudinal liegenden, ziemlich langen und dünnen spindelförmigen Körper, der sich mit den genannten Färbemitteln hellgrau färbt. Von jedem Ende desselben geht ein Büschel zarter divergirender Fasern aus, welche offenbar eine Kinoplasma-Strahlung darstellen. Zuweilen ist am Spindelpole ein dunkler Punkt zu sehen, aber eine grössere Ansammlung von Kinoplasma, wie an den Spindelpolen von *Coleosporium*, kommt hier nicht vor. An der Fläche des Spindelkörpers liegen kleine Körner von verschiedener Grösse und von schwärzlicher Farbe ziemlich ordnungslos zerstreut. Sie stellen offenbar das Chromatin dar. Die Kernspindel liegt in einer Höhlung, welche dem Kernraum entspricht, dagegen waren von der Kernwandung nur selten Spuren zu sehen. Ein späteres Stadium der Theilung ist in Fig. 9, Taf. IV abgebildet.

Die beiden Tochterkerne entfernen sich von der Mitte der Basidie in entgegengesetzten Richtungen und gehen zum zweiten Theilungsschritt über. Zu dieser Zeit ist an der Mitte der Basidie eine Grenzlinie zu sehen; ob hier auch schon eine Zellwand gebildet ist, konnte ich nicht entscheiden (Fig. 10, Taf. IV). Die Kernspindel der zweiten Theilung ist weit kleiner als die erste. Sie liegt in einer von der Kernwandung noch begrenzten Höhlung und ist verhältnissmässig dicker als die erste Kernspindel, aber dieser in Gestalt und Richtung ähnlich.

Dacryomycetineae.

Dangeard untersuchte *Dacryomyces deliquescens* Bull. (5, p. 140) und *Calocera viscosa* Pers. (5, p. 145). Er constatirte eine Verschmelzung zweier Kerne in der jungen Basidie. Dann soll sich der secundäre Kern nur einmal theilen und zwei für die Sporen bestimmte Kerne erzeugen. Die Kerntheilung wird nicht beschrieben.

Istvánffi beschreibt die Vorgänge bei *Dacryomyces chrysocomus* Bull. in anderer Weise (**10**, p. 460). Der Basidienkern theilt sich zweimal, die Kerne ordnen sich in einer Reihe und wandern paarweise in die beiden Aeste der Basidie hinein. Die junge Spore erhält aber nur einen Kern, der andere bleibt zurück. Auch Istvánffi beschreibt die Kerntheilung nicht.

Dacryomyces deliquescens Bull. habe ich selbst untersucht. Das Material wurde in Boveri's Pikrin-Essig-Gemisch fixirt, und

die Schnitte theils mit Eisen-Hämatoxylin, theils mit Alizarin nach den Vorschriften von Rawitz[1]) gefärbt.

Der ziemlich grosse und etwas längliche secundäre Kern liegt in der Mitte der Basidie und theilt sich auch an dieser Stelle ganz wie bei *Auricularia*. Der ruhende Kern hat ein distinctes Gerüst von Chromatin (Fig. 11, Taf. IV).

Die meisten Kernfiguren, die ich beobachtete, stellten eine ziemlich frühe Phase der Theilung dar (Fig. 12, 13, Taf. IV). Die Kernwand war vollkommen erhalten, und die Kernfigur bildete einen ziemlich dicken, spindelförmigen Körper, dessen spitze Enden die Kernwand berührten. Die Richtung der Spindel war immer longitudinal. An der Oberfläche der schwach grau gefärbten und anscheinend homogenen Spindel lagen eine Anzahl intensiver gefärbte Chromatinkörnchen. Eine spätere Phase der Theilung ist in Fig. 13 abgebildet. Die Kernwandung fängt hier an undeutlich zu werden, und die Spindel ist länger und dünner geworden, so dass sie den abgebildeten Spindeln von *Auricularia* ähnlicher sieht.

Die Tochterkerne entfernen sich von einander und theilen sich, wie es Fig. 15 zeigt. Die Kernspindeln dieser Theilung sind klein und ziemlich kurz und dick, mit einer äquatorial gelagerten Masse von Chromatin. Ihre Richtung ist annähernd longitudinal.

Scheidewände werden nach keiner dieser Kerntheilungen angelegt.

Dass wirklich zwei Kerntheilungen in der Basidie von *Dacryomyces* stattfinden, wie Istvánffi angiebt, kann ich also bestätigen. Sobald die vier Kerne fertig gebildet sind, fangen sie an in die Gabeläste oder Sterigmen auszuwandern (Fig. 16, Taf. IV). In späteren Stadien habe ich in den Aesten je zwei Kerne beobachtet. Istvánffi's Angabe, dass die Spore nur einen Kern empfängt, ist richtig. Fig. 17, Taf. IV, zeigt eine einkernige Spore. Dann theilt sich ihr Kern, und eine Querwand wird gebildet (Fig. 18, Taf. IV). Nach einer zweiten Theilung werden zwei andere Wände gebildet, und die Spore ist fertig (Fig. 19, Taf. IV).

Die Theilungen in der Basidie und die Lage der Kernspindeln ist bei *Dacryomyces* dieselbe wie bei *Auricularia*. Von Anfang an ist auch die Basidie von *Dacryomyces* cylindrisch, wie bei *Auricularia*, aber sehr früh wird sie durch die auswachsenden Sterigmen

---

1) Anat. Anzeiger, Bd. 11, 1896, p. 294.

gabelig gespalten (Fig. 13, Taf. IV), während bei *Auricularia* die Sterigmen erst nach der Viertheilung der Basidie aus jeder einzelnen Zelle hervorsprossen.

Tremellineae.

Dangeard constatirte bei *Tremella mesenterica* Retz. die Verschmelzung zweier primären Kerne in der Basidie und die zweimalige Theilung des secundären Kernes (5, p. 131). Wie die Theilungen vor sich gehen, wird nicht beschrieben.

Istvánffi hat bei *Tremella Genistae* „fädige Differenzirungen" in den Basidienkernen gesehen (10, p. 461, Taf. 37, Fig. 34). Seine Abbildungen geben indess keine Vorstellung von der Gestalt der Kernfiguren.

Exidia truncata Fr. soll hier in Bezug auf die Kerntheilungen in der Basidie etwas eingehender beschrieben werden. Das Material war in Bonn gesammelt und mit Flemming'schem Gemische fixirt worden. Die Schnitte waren theils parallel, theils vertical zur Hymeniumfläche geführt, sodass sowohl Quer- als Längsschnitte der Basidien studirt werden konnten. Zum Färben der Schnitte diente die Safranin-Gentiana-Orange-, beziehungsweise Lichtgrün-Methode (vergl. oben unter *Coleosporium*).

Der ziemlich grosse secundäre Basidienkern hat einen von Safranin roth gefärbten Nucleolus und einen sehr distincten, von Gentiana hellviolett gefärbten Chromatinfaden. Der Kern liegt in der Mitte der Basidie und tritt an dieser Stelle auch in Theilung ein. Vorbereitende Stadien waren in meinen Präparaten nicht zu finden.

Die Kernspindel des ersten Theilungsschrittes liegt mitten in der Basidie in transversaler Richtung. Jüngere Spindeln schweben frei im Basidienraume in der noch erhaltenen Kernhöhlung (Fig. 20, Taf. IV), die älteren berühren mit ihren Enden fast die Kernwand Fig. 21, 23, Taf. IV). Sie bestehen aus einem spindelförmigen Körper mit spitz ausgezogenen Enden und von violetter Färbung. An der Fläche der Spindel sind Chromatinkörner von dunklerer, ziemlich deutlich rother Farbe gelagert. Jeder Spindelpol zeigt einen kleinen dunklen Knoten, vielleicht ein Centrosom, und von diesem strahlen einige zarte Fädchen nach verschiedenen Richtungen aus.

Später zieht sich die Substanz der Spindel nach den beiden Polen hin, und die Spindel zerreisst in der Mitte (Fig. 24, Taf. IV). Die Strahlung ist noch zu sehen, aber sie ist weniger regelmässig als vorher. Die beiden jetzt sich ausbildenden Tochterkerne berühren fast die Wand der Basidie. Wenn sich der Chromatinfaden in dem jungen Kerne herausdifferenzirt, erscheint er wie vor der Theilung violett gefärbt. In diesem Entwickelungsstadium (Fig. 25, Taf. IV) beginnt die erste Scheidewand zum Vorschein zu kommen, als eine zarte Leiste, die von der Basidienwandung in den Zellraum hineinwächst. Die Lage dieser ersten Scheidewand ist senkrecht zur Richtung der ersten Kernspindel. Um die hervorwachsende Wandleiste erscheint eine dichtere Anhäufung des Plasmas von einer fast faserigen Structur. Dieses Plasma steht in keinem Zusammenhange mit der Kernspindel oder der Strahlung, welche mit dem Abschluss des Theilungsactes gänzlich verschwunden ist.

Die beiden Kernspindeln, welche aus den Tochterkernen hervorgehen, liegen gleichfalls in transversaler Lage (Fig. 29, Taf. IV), aber ihre Richtung ist zur Scheidewand annähernd parallel (Fig. 26, 27, 30, Taf. IV). Sie stehen also senkrecht auf der Längsrichtung der ersten Kernfiguren. Sie sind viel kleiner als jene und bestehen aus einem dünnen, violett gefärbten Stäbchen mit deutlichen Polstrahlungen (Fig. 28, Taf. IV) und mit einer an der Mitte angehäuften Chromatinmasse. Die Kernwand war um diese Spindel oft erhalten.

Bei *Exidia* dürfte das Chromatin während der Metakinese seine Chromatophilie verändern, denn die Chromatinkörner an der Kernspindel sind roth, der Kernfaden des ruhenden Kernes ist dagegen violett. Der Spindelkörper der Kerntheilungsfigur ist meist deutlich violett. Er schien mir immer ganz homogen, nicht faserig zu sein. Da aber sowohl bei Ascomyceten wie bei Hymenomyceten (vergl. die nach Wager copirten Fig. 36 und 38, Taf. IV) die Kernspindeln als aus feinen Fasern zusammengesetzt beschrieben werden, wäre es immerhin möglich, dass in meinen Präparaten die Spindelsubstanz nicht genügend fixirt worden ist. Bei der gut gelungenen Fixirung der Polstrahlungen scheint mir dies jedoch weniger wahrscheinlich.

Die späteren Phasen des zweiten Theilungsschrittes sind denen des ersten gleich (Fig. 30, Taf. IV). Nach vollzogener Theilung entsteht in jeder Theilzelle eine Längswand, die auf der zuerst gebildeten Wand, und also auch auf den Längsrichtungen der beiden zweiten Kernspindeln, senkrecht steht.

Es gilt also auch hier die Regel, dass die Längsrichtung einer jeden Kernspindel senkrecht ist zu der nach der Theilung entstehenden Scheidewand.

Eine abweichende Lage der Scheidewände in der Basidie kommt zuweilen bei Tremellineen vor. Möller beschreibt bei *Tremella compacta* A. Möll. abweichende Basidien mit schief und fast parallel liegenden Wänden (**13**, p. 108, Taf. IV, Fig. 12 c), und eine schiefe oder fast transversale Lage der einzigen Wand ist nach demselben Verfasser fast die Regel bei *Sirobasidium Brefeldianum* A. Möll. (**13**, p. 66, Taf. VI). Tremellineenbasidien mit abweichender Lage der Wände sind auch von Brefeld (**1**, Taf. VIII, Fig. 9:3, 26:3) und Istvánffi (**10**, Taf. 37, Fig. 34) abgebildet worden. Man wird wohl annehmen dürfen, dass in allen solchen Fällen die Lage der Kernfiguren eine in entsprechender Weise abweichende gewesen ist.

Tulasnellineae.

Vor Kurzem habe ich dieser kleinen Gruppe einen kleinen Aufsatz gewidmet (**11**). Den Hauptgegenstand des Aufsatzes bildet eine Untersuchung von *Muciporus corticola* (Fr.) Juel (= *Polyporus corticola* Fr.). Diese neue Gattung bildet nebst der Gattung *Tulasnella* Schroet. (= *Prototremella* Patouill., *Pachysterigma* Olsen) die neue Gruppe *Tulasnellineae*, die dadurch gekennzeichnet ist, dass die ungefächerten, gerundeten Basidien keine Sterigmen bilden, und dass die demnach ungestielten Sporen (welche früher als Sterigmen aufgefasst wurden) nicht abfallen, sondern auf der Basidie keimen, indem sie einen kurzen, eine Conidie abschnürenden Promycelschlauch bilden. In dem Aufsatze wird auch das Verhalten der Kerne in den Basidien von *Muciporus corticola* beschrieben, aber ich will doch auch hier eine kurze Darstellung dieser Vorgänge liefern.

In sehr jungen Basidien sind zwei kleine Kerne zu sehen. Eine Verschmelzung derselben findet ohne Zweifel statt, wenn dies auch nicht direct beobachtet wurde. In älteren Basidien liegt der grosse secundäre Kern in der Mitte und zeigt einen Bau, der sehr an den Basidienkern von *Exidia* erinnert. Beim Eintritt der ersten Theilung bewegt sich der Kern nach oben. Die erste Kernspindel liegt in transversaler Lage in der Scheitelregion der Basidie, mit den Enden die Wand fast berührend (Fig. 31, 32, Taf. IV). Die

Substanz der Kernspindel sammelt sich dann an den Polen an (Fig. 33, Taf. IV), so dass die Tochterkerne dicht an der Basidienwand zu liegen kommen. Die Spindeln des zweiten Theilungsschrittes erscheinen an denselben Stellen, wo die Tochterkerne gebildet wurden. Sie liegen in transversaler Richtung und sind parallel zu einander, also rechtwinklig zu der Längsrichtung der ersten Spindel (Fig. 34, Taf. IV, wo die Basidie schief von oben gezeichnet ist). Die Enkelkerne bilden daher ein kleines Viereck (Fig. 35, wo die Basidie auch in schiefer Lage dargestellt ist).

Die Präparate von *Muciporus* waren mit Pikrin-Essigsäure fixirt und mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt. Die Spindeln erschienen in diesen Präparaten ganz homogen und zeigten an den Polen oft einen kleinen dunklen Punkt. Von einer Polstrahlung sah ich nur einmal eine Andeutung (Fig. 34, Taf. IV). Das Chromatin lag in kleinen Körnern von unbestimmter Form und schwärzlicher Farbe an der Spindel zerstreut.

Dass bei *Muciporus* die Richtungen sowohl der ersten als der beiden zweiten Kernspindeln dieselben sind wie bei *Exidia*, dürfte aus der Beschreibung und aus den Abbildungen genügend hervorgehen. Da die Form der Basidie in beiden Gattungen auch ungefähr dieselbe ist, so lässt sich die *Muciporus*-Basidie aus dem *Exidia*-Typus einfach durch Wegfall der Scheidewände ableiten. Es giebt allerdings noch ein paar Verschiedenheiten, nämlich die Scheitellage der Kernspindel bei *Muciporus*, worauf jedoch kaum grosses Gewicht gelegt werden kann, und weiter das Fehlen der Sterigmen bei dieser Gattung. Aber auch bei der zu den Tremellineen wahrscheinlich gehörenden Gattung *Sirobasidium* sitzen die Sporen direct auf den Basidien, und in diesem Merkmal dürfte daher kein Hinderniss liegen für die Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen Tulasnellineen und Tremellineen.

Hymenomycetineae.

Wager hat die Basidien von *Agaricus muscarius*, *stercorarius* (21, p. 489) und *galericulatus* (22, p. 321) untersucht. Er ist geneigt anzunehmen, dass in der jungen Basidie eine zweimalige Kernverschmelzung stattfindet, so dass in Allem vier Kerne zum Aufbau des secundären Basidienkernes verwendet werden.

Dangeard (5, p. 146) fand dagegen, dass bei *Craterellus sinuosus* Fr. und *Polyporus versicolor* Fr., sowie bei Arten von

Coprinus, *Lepiota* und *Russula* immer nur zwei Kerne durch ihre Verschmelzung den secundären Kern erzeugen. Dies dürfte wohl somit auch bei den Hymenomyceten die Regel sein.

Wager's beide Aufsätze sind für unsere Kenntniss von dem Kerntheilungsvorgang bei den Basidiomyceten grundlegend. Die Kernspindel besteht nach ihm aus sehr zarten Fasern, an ihren Polen sind Strahlungen vorhanden, und an der Mitte der Spindel liegen kleine Chromosome, eine recht regelmässige Aequatorialplatte darstellend (Fig. 36, 38, Taf. IV). Diese Kerne sind also denjenigen der höheren Pflanzen ähnlicher als die von mir untersuchten, bei welchen die Spindeln homogen und die Chromosome in Form und Anordnung regelloser erschienen.

Die dem Aufsatze Wager's über Centrosphären bei Pilzen entlehnten Abbildungen (Fig. 36—39, Taf. IV) zeigen, wie die Kerntheilungsfiguren in den Agaricineenbasidien angeordnet sind. Die Spindel des ersten Theilungsschrittes liegt im oberen Theil der Basidie in transversaler Richtung. Die beiden Tochterkerne liegen an der Basidienwand da, wo die Spindelpole die Wand berührten. Die Spindeln des zweiten Theilungsschrittes nehmen gleichfalls dieselben Punkte ein. Sie liegen auch in transversaler Richtung, sind aber zu einander parallel und stehen also senkrecht auf der Längsachse der ersten Spindel. Die Enkelkerne entstehen da, wo die Spindelpole lagen, und bilden daher ein kleines Viereck.

Wager zieht selbst aus diesen eigenthümlichen Lagen der Kernspindel keine Schlüsse. Da aber seine Darstellung über den Sachverhalt keinen Zweifel obwalten lässt, so erlaube ich mir dieselbe für meinen augenblicklichen Zweck zu verwerthen.

Ich nenne diese Lagerung der Kernspindeln eigenthümlich, denn bei der länglichen Gestalt der Basidie wäre viel eher eine longitudinelle Richtung der Kernspindeln, wie sie bei *Dacryomyces* zu finden ist, zu erwarten. Die Erklärung ist nach meiner Ansicht nur darin zu finden, dass die Basidien dieser Hymenomyceten aus Basidien vom Tremellineentypus entwickelt sind.

Es ist allerdings sehr wahrscheinlich, dass die übrigen Hymenomyceten mit den von Wager untersuchten Agaricineen in Bezug auf die Kerntheilungen in der Basidie übereinstimmen. Indessen dürfte wenigstens eine Untersuchung dieser Verhältnisse bei den niedrigeren Typen, wie den Thelephoreen und Clavarieen, nicht überflüssig sein. Ich selbst habe nur eine *Corticium*-Art unter-

sucht und constatirte hier, dass die erste Kernspindel eine transversale Lage im oberen Theil der Basidie hatte.

Die von Dangeard gelieferte Abbildung einer Kerntheilung bei *Polyporus versicolor* (5, p. 165, Fig. 17*c*) könnte für eine longitudinale Spindellage sprechen, aber diese Figur ist den Kernspindeln der übrigen Basidiomyceten nicht ähnlich und dürfte eher nur einen Kern, der sich für die Theilung vorbereitet, darstellen.

Gastromycetineae.

Dangeard stellte die Verschmelzung zweier Kerne in der Basidie von *Bovista plumbea* Pers. fest (5, p. 149). Die Kerntheilungen konnte er nicht näher untersuchen.

Istvánffi behauptet, dass bei *Hydnangium carneum* die Basidie auch nach der Sporenreife mit einem Kern versehen sei und also auch weiter Sporen bilden und fructificiren könne (**10**, p. 464). Wenn diese Angabe richtig ist, so weichen diese Basidien von allen sonst untersuchten in einem wichtigen Punkte ab, denn simultane Sporenbildung ist ein Charakteristicum der Basidie.

Van Tieghem bespricht ganz kurz die Kerntheilung in der Basidie von *Tulostoma* (**20**, p. 78): „d'abord entier, son noyau ne tarde pas à se diviser longitudinalement en deux, puis de nouveau longitudinalement en quatre". Ich bezweifle die Richtigkeit dieser Angabe nicht, aber eine Beschreibung und Abbildung der Kernfiguren wäre doch sehr zu erwünschen. Nach Van Tieghem ist somit der Theilungsvorgang mit dem von *Auricularia* übereinstimmend. Auch Brefeld (2, p. 196) leitet *Tulostoma* von *Pilacre*, also vom Auricularineentypus ab.

Wie die Kerntheilungen in den Basidien der übrigen Gastromycetengruppen geschehen, ist noch nicht untersucht worden. Die Untersuchungen, die ich mit *Crucibulum* und *Sphaerobolus* anstellte, ergaben noch kein Resultat, weil die Fixirung nicht gelungen war.

Die oben zusammengestellten Thatsachen sind nicht zahlreich genug, um ein Urtheil über die Phylogenie sämmtlicher Basidiomyceten zu begründen. Fühlbar ist besonders der Mangel an Untersuchungen über die angiocarpen Typen. Jedoch wird das

Vorhandene, wie ich glaube, genügen, um daraus über den Entwickelungsgang und die Verwandtschaft einiger Typen innerhalb der Basidiomycetenreihe wichtige Schlüsse ziehen zu können.

Ich gehe, wie schon oben hervorgehoben wurde, von der Annahme aus, dass alle die verschiedenen Basidientypen aus irgend einem gemeinsamen Urtypus entwickelt sind, und dass also das Aufstellen eines phylogenetischen Systemes der Basidientypen möglich und berechtigt ist.

Eine wichtige Grundlage für meine Schlussfolgerungen bildet das aus den oben angeführten Beispielen hervorgehende Gesetz, dass die Längsachse der Kernspindel immer auf der nach der Kerntheilung angelegten Scheidewand in der Basidie senkrecht steht. Und eine ebenso wichtige Thatsache ist diejenige, dass in den bisher untersuchten gefächerten oder ungefächerten Basidien die Kernspindeln in Bezug auf ihre Lagerung nur auf zwei scharf gesonderte Typen zu vertheilen sind, nämlich 1. auf longitudinale und 2. auf transversale gekreuzte Spindeln.

In der Protobasidiomycetenreihe wird die transversale oder longitudinale Lage der Scheidewände der natürlichen Eintheilung allgemein zu Grunde gelegt. Wenn man aber statt der Wände die Lage der Kernspindeln ins Auge fasst, so ergiebt sich ganz dieselbe Eintheilung, weil die Wände und die Kernspindeln in ihrer Lage von einander abhängig sind. Aber dann kann der gewählte Eintheilungsgrund auch auf die Autobasidiomyceten ausgedehnt werden. Auf diese Weise kann die ganze Klasse der Basidiomyceten in zwei Reihen vertheilt werden. Sehen wir jetzt zu, ob Gründe vorliegen, eine solche Eintheilung als eine natürliche zu betrachten.

Zuerst ist die Frage zu stellen, welche Basidien den ursprünglichsten Typus darstellen, die gefächerten Protobasidien oder die ungefächerten Autobasidien. Es wird wohl nunmehr von den meisten Verfassern angenommen, dass die Protobasidie den ursprünglichen Typus darstellt, wie dies ja schon durch den ziemlich allgemein angewendeten Namen Protobasidiomycetes ausgedrückt wird. Wenn die Uredineen als die ursprünglichsten Formen von basidientragenden Pilzen betrachtet werden, so müssen ja alle Autobasidiomyceten abgeleitete Typen sein. De Bary, der den übereinstimmenden Basidienbau der Uredineen und Auricularineen als einen Beweis für die nahe Verwandtschaft dieser Gruppen betrachtete, hielt es für unmöglich die Uredineen aus den Basidiomyceten abzuleiten, weil in der letzteren Gruppe keine Fruchtformen vorkommen,

welche das Entstehen der Aecidien und Pyknidien erklären könnten, und nimmt daher an, dass die Basidienform der Uredineen den Ausgangspunkt für die Entwickelung der Basidiomycetenreihe bildet, während die anderen Fruchtformen der Uredineen bei dieser Reihe weggefallen sind (7, p. 364). Brefeld betrachtet auch die Uredineen als die ursprünglichsten Typen, aber er stützt diese Ansicht darauf, dass die Basidien bei dieser Gruppe einzeln stehen und also noch keine Hymenien bilden (2, p. 230).

Aber einen noch zuverlässigeren Beweis, dass die ungefächerten Basidien aus gefächerten entwickelt sind, liefern die Kerntheilungen in den Basidien der Tulasnellineen und Hymenomyceten.

Die transversale Lage der Kernspindeln und die gekreuzten Richtungen derselben in den aufeinander folgenden Theilungsschritten in der Basidie dieser Pilze müssen, für sich betrachtet, sehr merkwürdig erscheinen. Die ursprünglichste und ungezwungenste Lage der Kernspindel muss die longitudinale sein, wie sie ohne Zweifel in allen vegetativen Hyphen vorherrscht. Wenn die Lage der Kernspindeln hier in so auffallender Weise abweicht, so muss eine Ursache vorhanden sein.

Eine mechanische Ursache in der Form von gekreuzten Scheidewänden, von denen die Lage der Kernspindeln abhängig sein könnte, ist nicht vorhanden. Eine andere direct wirkende Ursache könnte in der terminalen Lage der Sterigmen und Sporen gesucht werden. Van Tieghem nimmt auch an, dass in den Basidien die Stellung der Sporen und die Richtung der Kerntheilungen von einander abhängig sind (**20**, p. 78, 87). Diese Auffassung kann jedoch nicht aufrecht erhalten werden, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird.

Unter den Beispielen, die Van Tieghem als Stützen für seine Theorie ausführt, ist auch die „Basidie" oder das Promycel von *Tilletia*, welches terminale Sporen, die sogen. Kranzkörperchen, trägt. Hier soll nach Van Tieghem's Angabe der Kern des Promycels sich in transversaler Richtung dreimal nacheinander theilen und acht nebeneinander liegende Kerne erzeugen (**20**, p. 83). Dangeard hat indessen die Vorgänge im Promycel von *Tilletia* beschrieben und abgebildet (**3**, p. 265, Pl. XXIII), und nach ihm liegen die Kerne im Promycel nach den Theilungen in einer Längsreihe. Wo seine Abbildungen Andeutungen von Kerntheilungen zeigen (l. c., Fig. 6, 12), da deuten diese eher auf eine längsgerichtete Kernfigur.

Einen noch zuverlässigeren Gegenbeweis liefert *Dacryomyces*. Diese Gattung hat terminale Sterigmen und Sporen und wird daher auch von Van Tieghem zu den *Acrosporés* gestellt, aber die Kerntheilungen geschehen hier longitudinal. Dass die Anlage der Sterigmen von den Kerntheilungen ziemlich unabhängig geschieht, geht daraus hervor, dass bei *Dacryomyces* die Sterigmen am Basidienende schon hervorwachsen, während der Kern noch ungetheilt in der Mitte der Basidie ruht.

Auch die Vorgänge in den Basidien der Tulasnellineen und Hymenomyceten zeigen, dass der Platz der Sterigmen keinen Einfluss auf die Lage der Kernspindeln ausüben kann. Denn sowohl Wager's Untersuchungen über *Agaricus* (21, p. 508, Fig. 25, 47, 48), wie die meinigen über *Muciporus* (11, Fig. 43) zeigen, dass während der Kerntheilungen noch keine Andeutungen von Sterigmen oder Sporen zu sehen sind. Nach den Kerntheilungen wandern die vier Kerne nach dem Boden der Basidie hin, und erst wenn sie da von der Scheitelregion entfernt liegen, fangen die Sterigmen oder Sporen an hervorzuwachsen.

Da die Lage der Kernspindeln in diesen Basidien also nicht durch sichtbare Ursachen erklärt werden kann, so muss dieselbe eine vererbte Eigenschaft sein. Die Vorfahren der Hymenomyceten und Tulasnellineen müssen Basidien vom Tremellineentypus besessen haben, denn bei diesem Typus haben ja die Kernspindeln dieselbe Lage, die hier durch die Stellung der Scheidewände bedingt wird. Während der weiteren Entwickelung dieses Typus sind die Querwände weggefallen, aber die Kernspindellage ist als inhärente Eigenschaft unverändert erhalten worden, und so ist eine Autobasidie mit quergestellten Kernspindeln entstanden. Da dieser Basidientypus nur auf diese Weise eine befriedigende Erklärung findet, so sehe ich hierin einen Beweis dafür, dass in diesem Falle Autobasidien aus einem Protobasidientypus entwickelt worden sind.

Für die Dacryomyceten ist derselbe Schluss ex analogia zu ziehen, nämlich dass sie aus einem Protobasidiomycetentypus stammen. Doch liegt kein Grund vor, hierfür den Tremellineentypus zu wählen, wie bisher im Allgemeinen geschehen ist. Mit den Tremellineenbasidien zeigt die Basidie von *Dacryomyces* fast keine Uebereinstimmung. Jene sind immer kurz und gerundet, und ihre Kernfiguren sind transversal, die *Dacryomyces*-Basidie ist dagegen von Anfang an lang cylindrisch, und ihre Kernfiguren sind longitudinal. Auch mit den Basidien der Hymenomyceten zeigen

diejenigen der Dacryomyceten nur eine oberflächliche Aehnlichkeit. Die Hymenomyceten-Basidien sind in ihrem jüngeren Stadium kaum cylindrisch zu nennen, die Lage der ersten Kernspindel ist in der Scheitelregion, nicht wie bei *Dacryomyces* in der Mitte der Basidie, und die Sterigmen werden in einer weit späteren Entwickelungsperiode als bei *Dacryomyces* gebildet. Die wichtigste Verschiedenheit liegt jedoch auch hier in der verschiedenen Richtung der Kernspindeln.

Eine weit grössere Uebereinstimmung ist zwischen *Auricularia* und *Dacryomyces* vorhanden. Die Form der jungen Basidie und die Lage der Kernspindeln ist bei diesen beiden Typen ganz dieselbe, und die Ableitung der *Dacryomyces*-Basidie aus dem Auricularineen-Typus muss daher weit ungezwungener erscheinen.

Die terminale Lage der Sterigmen bei *Dacryomyces* erkläre ich mir folgendermassen. In der *Auricularia*-Basidie sind die Sterigmen an die vier Zellen der Basidie gebunden und können erst nach der Viertheilung der Basidie angelegt werden. Die unteren Sterigmen müssen, um die Oberfläche zu erreichen, einen langen Weg machen. Als die Querwände aber schwanden, wurde dieser Umweg überflüssig. Die Sterigmen konnten jetzt den weit günstigeren Platz am Basidienscheitel einnehmen, und sie konnten auch in einem früheren Entwickelungsstadium angelegt werden. Warum nur zwei Sterigmen und Sporen bei *Dacryomyces* gebildet werden, wird dadurch nicht erklärt, aber dieselbe Reduction der Sporenzahl kommt auch sowohl bei Tremellineen wie bei Hymenomyceten vor, und kann daher wohl keinen Grund liefern gegen die Annahme einer nahen Verwandtschaft zwischen dem Auricularineen- und dem Dacryomyceten-Typus.

Wenn ich also die Dacryomyceten von den Auricularineen und die Tulasnellineen und Hymenomyceten von den Tremellineen ableite, so kann ich die Autobasidiomyceten nicht als eine natürliche und einheitliche Abtheilung gelten lassen. Phylogenetisch bilden die Basidiomyceten zwei durch verschiedene Kernspindellage charakterisirte Reihen, und in jeder dieser Reihen ist eine Entwickelung von Protobasidiomyceten zu Autobasidiomyceten vor sich gegangen. Mit den Van Tieghem'schen *Acrosporés* und *Pleurosporés* fallen diese Reihen nicht zusammen, also müssen andere Namen gewählt werden. Ich schlage die Bezeichnungen Stichobasidiae und Chiastobasidiae[1]) vor. Zu den ersteren gehören die Uredineen,

1) στίχος = Reihe, χιαστός = gekreuzt.

Auricularineen, Dacryomyceten und vielleicht die Tulostomeen, zu der letzteren die Tremellineen, Tulasnellineen und Hymenomyceten, so weit sie bisher untersucht sind.

In welcher dieser beiden Reihen sind die ursprünglichsten Typen zu suchen? Die Basidien stellen ja immer Glieder von Hyphen dar, und den ursprünglichsten Typus dürften diejenigen Basidien zeigen, welche von gewöhnlichen Hyphengliedern am wenigsten abweichen, also cylindrische Basidien mit quergestellten Wänden. Diesen Forderungen entsprechen nur die Protobasidientypen der Stichobasidienreihe, also die Basidien der Auricularineen und Uredineen. Diese Betrachtung führt somit zu demselben Schluss, wie die oben angeführten Erwägungen De Bary's und Brefeld's, nach welchen die Uredineen die niedrigste Stufe unter den Basidiomyceten einnehmen.

Die Uredineen vertheilen sich indess auf zwei Typen, den Puccinieen- und den Coleosporieen-Typus. Van Tieghem dürfte der Erste gewesen sein, der auf den Unterschied zwischen diesen beiden Typen gebührendes Gewicht gelegt hat, und die von diesem Verfasser ausgesprochenen Gedanken über die Natur der Puccinieen-Teleutospore sind sehr beachtenswerth. Er äussert sich über dieselben wie folgt (20, p. 81): „chaque cellule spéciale pousse une baside pleurosque à quatre spores, toute semblable à une baside d'Auriculaire. Elle se comporte donc, non comme une spore, puisque toute spore produit un thalle, mais comme un temps d'arrêt momentané dans le développement, comme une sorte d'enkystement de la baside. Aussi la nommerons-nous désormais une probaside.“ Die Teleutospore von *Coleosporium* wird dagegen so charakterisirt: „la probaside devient donc ici directement la baside et ne pousse au dehors que les sterigmates et les spores; en un mot la baside y est interne ou endogène. Il y a là un raccourcissement du phénomène germinatif, une tendance marquée vers la suppression de la phase de probaside.“

Für die Auffassung, dass die Puccinieen-Teleutospore eine Basidie ist, die in einen Dauerzustand eingetreten, sprechen auch einige Thatsachen, die zum Theil nach dem citirten Aufsatze Van Tieghem's bekannt geworden sind. Die zahlreichen Untersuchungen Sappin-Trouffy's (17) über keimende Teleutosporen haben gezeigt, dass bei diesen Uredineen die unterste Zelle des Promycels nie durch eine Scheidewand vom Teleutosporenraume getrennt wird, und dass die Teleutospore also immer einen integrirenden Theil

der Basidie bildet. Und ferner haben diese Untersuchungen dargelegt, dass diejenigen beiden Acte — die Kernverschmelzung und die Kerntheilung —, welche allen Basidien eigenthümlich sind, bei den Puccinieen durch einen langen Zeitraum getrennt sind. Die Kernverschmelzung findet in der Teleutospore, während der Reifung derselben statt, dann folgt eine Periode der Ruhe, und nach der Keimung treten die Kerntheilungen im Promycel auf. Diese beiden Acte sind hier also sowohl zeitlich wie räumlich getrennt. Das Homologon der gewöhnlichen Basidie muss daher hier in dem ganzen Complex der keimenden Teleutospore gesucht werden. Die Teleutospore ist nur die frühere Entwickelungsphase der Basidie, ist eine Probasidie.

Wie diese eigenthümliche Basidienform zu Stande gekommen ist, dürfte sich in einfacher Weise erklären lassen. Dem Wechsel der Jahreszeiten sich anpassend, haben sich sie Basidien, nachdem die Kernverschmelzung stattgefunden hat, mit einer dicken Haut umgeben, und in diesem Dauerzustand erwarten sie die für die weitere Entwickelung günstigen Verhältnisse. Für die folgende Entwickelung sind sie aber in Folge der Wandverdickung nicht mehr geeignet und sie verjüngen sich daher durch einen zartwandigen Schlauch, der nur eine Verlängerung der Basidie darstellt, und in diesem spielen sich dann die späteren Vorgänge ab.

Da ich also die Puccinieen-Basidie als eine angepasste Basidienform auffasse, so liegt es zum Mindesten sehr nahe, die Basidie der Coleosporieen, welche diese Anpassung nicht zeigen, als einen ursprünglicheren Typus zu betrachten, aus welchem die Puccinieen-Basidie sich entwickelt hat. Nach meiner Ansicht wäre also der Vorgang bei *Coleosporium* nicht eine Abkürzung, wie Van Tieghem annimmt, sondern der typische Vorgang, derselbe, wie bei den eigentlichen Basidiomyceten, und das Verhältniss bei den Puccinieen wäre vielmehr eine Erweiterung desselben. Die Gattung *Coleosporium* besitzt alle für typische Uredineen charakteristische Entwickelungsformen, und ich weiss keinen Grund, warum sie nicht als der ursprünglichste Typus unter den Uredineen und also auch in der ganzen Reihe der Stichobasidien betrachtet werden könnte.

Es bleibt nur noch übrig, die Verbindung zwischen Chiastobasidien und Stichobasidien zu besprechen. Dass diese Verbindung zwischen den Protobasidiomyceten-Typen beider Reihen zu suchen ist, dürfte ohne Weiteres einleuchten. Möller führt zwei von ihm beschriebene Tremellineen, *Tremella compacta* und *Sirobasidium*

Brefeldianum als Beweise für die nahe Verwandtschaft zwischen den Tremellineen und den Auricularineen an. Bei beiden kommen Basidien mit fast transversalen Scheidewänden vor, wie schon oben angeführt wurde. Durch solche Zwischenformen kann die Tremellineen-Basidie aus dem *Auricularia*-Typus entwickelt worden sein.

Aber auch eine andere Ableitung der Tremellineen lässt sich annehmen. Auch bei *Coleosporium* kann die Lage der Scheidewände in der Basidie eine etwas schwankende sein. Zwar liegt die erste Wand in allen beobachteten Fällen transversal, aber die beiden anderen liegen bei *Coleosporium Elephantopodis* öfters schief oder vertical, und dasselbe kommt auch bei *C. Campanulae* als seltene Ausnahme vor (Fig. 3—5, Taf. IV). Es lässt sich denken, dass irgend ein ausgestorbener oder bisher unbekannter Typus der Coleosporieen longitudinale und über Kreuz gestellte Wände in der Basidie haben könnte, und dass dieser Typus den Ausgangspunkt für die Entwickelung der Tremellineen gebildet hätte.

Die Entwickelung von den Protobasidiomyceten aus zu den höchsten Basidiomycetentypen, wie sie uns in den Hymenomyceten entgegentreten, hat natürlich ausser den Veränderungen im Bau der Basidie auch anderweitige Veränderungen herbeigeführt. So ist z. B. bei den meisten Protobasidiomyceten der Fruchtkörper gallertig, und in ihren Hymenien liegen die Basidien in einer Gallertsubstanz eingebettet. Die Hymenomyceten sind dagegen in den meisten Fällen von einer solchen Gallertbildung frei. Ein anderes Charakteristicum der Protobasidiomyceten zeigt sich in der Keimung ihrer Sporen. Dabei werden fast ausnahmslos Conidien gebildet, entweder direct auf der Spore oder auf einem verschieden entfalteten Mycel, und die keimende Spore wird bei vielen Gattungen vor der Keimung gefächert. Bei den Hymenomyceten ist die Conidienbildung viel seltener, während Oidien und Chlamydosporen mehr in den Vordergrund treten (vergl. Brefeld, 1 und 2), und eine Fächerung der keimenden Spore tritt nur bei der sehr niedrig stehenden Gattung *Exobasidium* auf.

Aber es giebt auch Typen, welche eine Zwischenstufe einnehmen, welche sich zwar durch ihren Basidienbau als Autobasidiomyceten darstellen, aber in Bezug auf die anderen, eben berührten Verhältnisse auf der Stufe der Protobasidiomyceten stehen geblieben sind. Die Dacryomyceten haben gallertige Fruchtkörper und Hymenien, und die Keimung der Sporen erfolgt durch Fächerung der Sporen und Bildung von Conidien in einer Weise, die sehr

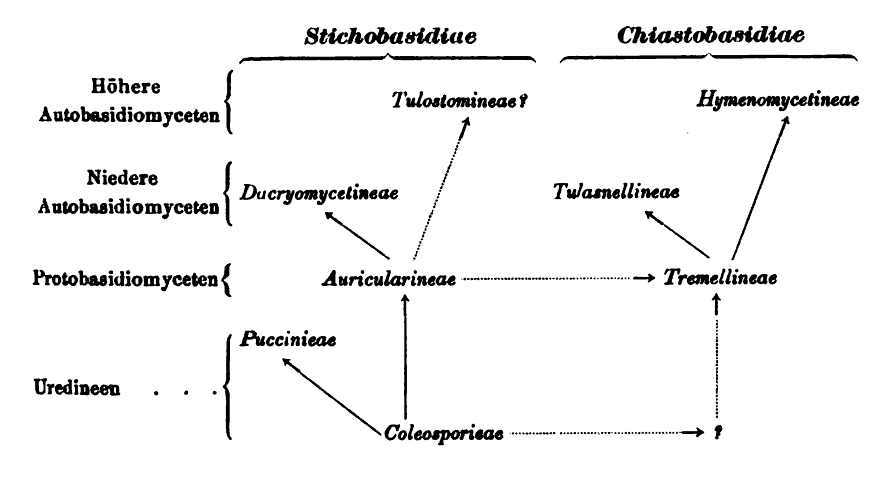
an *Auricularia* erinnert. Auch unter den Chiastobasidien findet sich ein solcher Typus, nämlich in den Tulasnellineen. Wie ich in meinem Aufsatz über diese Gruppe hervorgehoben habe (**11**, p. 18) ist die Consistenz des Hymeniums auch hier mehr oder weniger deutlich gallertig, und bei der Keimung der Sporen wird auf einem kurzen Promycelschlauch eine Conidie abgeschnürt.

Die Dacryomyceten und die Tulasnellineen sind daher eine Art niedere Autobasidiomyceten und nehmen in jeder der beiden Entwickelungsreihen eine analoge Stufe ein.

Die höchste Stufe in der Chiastobasidienreihe nehmen die Hymenomyceten ein, und wahrscheinlich werden künftige Untersuchungen auch mehreren Gruppen unter den Gastromyceten denselben Platz anweisen.

In der Stichobasidienreihe nimmt wahrscheinlich *Tulostoma* die entsprechende Stufe ein.

Ich füge zum Schluss einen auf die hier auseinandergesetzten Anschauungen gegründeten Stammbaum der basidientragenden Pilze bei.



Verzeichniss der citirten Arbeiten.

1. Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mykologie, Heft VII. Leipzig 1888.
2. —, Heft VIII. Leipzig 1889.
3. Dangeard, Recherches sur la reproduction sexuelle des champignons. Le Botaniste, 3. sér., 1894.
4. —, La reproduction sexuelle chez les Ascomycètes. Le Botaniste, 4. sér., 1894.
5. —, Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes. Le Botaniste, 4. sér., 1895.
6. Dangeard und Sappin-Trouffy in Compt. rend. de l'Ac. des sc., Jan. und Febr. 1893.
7. De Bary, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Leipzig 1884.
8. Harper, Beitrag zur Kenntniss der Kerntheilung und Sporenbildung im Ascus. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XIII, 1895.
9. —, Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwickelung einiger Ascomyceten. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIX, 1896.
10. Istvánffi, Ueber die Rolle der Zellkerne bei der Entwickelung der Pilze. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XIII, 1895.
11. Juel, *Muciporus* und die Familie der Tulasnellaceen. Bihang till k. svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. 23, Afd. III, 1897.
12. Lagerheim, Uredineae Herbarii Eliae Fries. Tromsö Museums Aarshefter, 17, 1894.
13. Möller, Protobasidiomyceten. Schimper's Botan. Mittheil. aus den Tropen, Heft 8, 1895.
14. Poirault und Raciborski, Sur les noyaux des urédinées. Journ. de bot., tom. IX, 1895 (p. 318, 325, 381).
15. Rosen, Studien über die Kerne und die Membranbildung bei Myxomyceten und Pilzen. Cohn's Beitr. zur Biol. d. Pflanzen, Bd. VII, 1892.
16. Rosenvinge, Sur les noyaux des Hyménomycètes. Ann. sc. nat., sér. VII, bot., tom. 3, 1886.
17. Sappin-Trouffy, Recherches mycologiques. Le Botaniste, sér. 5, 1896.
18. —, Recherches histologiques sur les Urédinées. Le Botaniste, sér. 5, 1896.
19. Strasburger, Das botanische Practicum, 3. Aufl., Jena 1897.
20. Van Tieghem, Sur la classification des Basidiomycètes. Journ. de bot., tom. VII, 1893 (p. 77).
21. Wager, On nuclear division in the Hymenomycetes. Ann. of bot., vol. VII, 1893.
22. —, On the presence of centrospheres in Fungi. Ann. of bot., vol. VIII, 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Die Fig. 36—39 sind nach Wager (22, Pl. XVII, Fig. 18, 23, 25 und 28) copirt.

Die übrigen Bilder, ausser Fig. 3, 4, 5, sind unter Anwendung eines Seibert'schen Mikroskopes mit Objectiv für homog. Immersion $^1/_{12}$ (No. IX) und Ocular No. III mittelst des Zeichenapparates entworfen. Die meisten Bilder (Fig. 6—35) sind dann photographisch zu $^3/_2$ der ursprünglichen Grösse vergrössert, so dass die Vergrösserung in diesen Figuren ungefähr 2000 : 1 ist. Fig. 1 und 2 sind in der ursprünglichen Grösse (ca. 1350 : 1) gezeichnet. In Fig. 3, 4 und 5 ist die Vergrösserung ungefähr 500 : 1.

Das Zellplasma ist nicht besonders gezeichnet, sondern nur durch einen grauen Ton angedeutet worden.

Tafel IV.

Fig. 1—5. *Coleosporium Campanulae.*

Fig. 1. Erste Kerntheilung in der Basidie.

Fig. 2. Dieselbe Kerntheilung nach der Metakinese.

Fig. 3. Basidie, in deren oberen Zelle die zweite Kerntheilung sich in transversaler Richtung vollzieht. Dasselbe Stadium der Theilung wie in Fig. 2.

Fig. 4. Die erste Wand in der Basidie ist transversal, die beiden anderen schief longitudinal gerichtet.

Fig. 5. Die oberste Wand in der Basidie ist longitudinal.

Fig. 6—10. *Auricularia mesenterica.*

Fig. 6. Der mittlere Theil einer Basidie mit secundärem Basidienkern.

Fig. 7 und 8. Basidien im Stadium der ersten Kerntheilung.

Fig. 9. Etwas späteres Stadium derselben Theilung.

Fig. 10. Ein Theil einer Basidie im Stadium der zweiten Kerntheilung. Die Kernfigur in der oberen Basidienhälfte ist gezeichnet. Unter derselben eine Grenze (Wand?) zwischen den beiden Zellen der Basidie.

Fig. 11—19. *Dacryomyces deliquescens.*

Fig. 11. Basidie mit dem secundären Basidienkern.

Fig. 12 und 13. Basidien in einem frühen Stadium der ersten Kerntheilung.

Fig. 14. Ein wenig späteres Stadium derselben Theilung.

Fig. 15. Basidie im Stadium der zweiten Kerntheilung.

Fig. 16. Basidie mit vier Enkelkernen. Zwei derselben sind bereits in die Sterigmen eingewandert.

Fig. 17. Junge, einkernige und einzellige Spore.

Fig. 18. Etwas ältere, zweizellige Spore.

Fig. 19. Reife, vierzellige Spore.

Fig. 20—30. *Exidia truncata.*

Fig. 20. Basidie im Stadium der ersten Kerntheilung, im Längsschnitt.

Fig. 21. Ein wenig späteres Stadium. Längsschnitt.

Fig. 22 und 23. Basidien mit der ersten Kerntheilung, im Querschnitt.

Fig. 24. Basidie im Querschnitt. Erste Kerntheilung nach der Metakinese.

Fig. 25. Basidie im Längsschnitt, mit Tochterkernen und hervorwachsender Wandleiste.

Fig. 26. Basidie im Querschnitt. Die erste Scheidewand fertig gebildet, Tochterkerne in Theilung begriffen.

Fig. 27. Längsschnitt einer Basidie im Stadium der zweiten Kerntheilung. Optischer Querschnitt der von der Kernwand umgebenen Kernspindeln.

Fig. 28. Flächenansicht der in voriger Figur dargestellten Basidie, die Spindelpole mit den Strahlungen zeigend.

Fig. 29. Längsschnitt einer Basidie, parallel zur ersten Scheidewand. Tochterkern in Theilung.

Fig. 30. Querschnitt einer Basidie, nach der Metakinese der zweiten Kerntheilung.

Fig. 31—35. *Muciporus corticola.*

Fig. 31 und 32. Basidien im Stadium der ersten Kerntheilung.

Fig. 33. Basidie nach der Metakinese der ersten Kerntheilung.

Fig. 34. Basidie, schief von oben gesehen. Zweite Kerntheilung.

Fig. 35. Basidie, schief von oben gesehen. Die vier Enkelkerne gebildet.

Fig. 36—39. *Agaricus galericulatus* (nach Wager).

Fig. 36. Oberer Theil einer Basidie im Stadium der ersten Kerntheilung. Längsschnitt.

Fig. 37. Basidie mit Tochterkernen. Längsschnitt.

Fig. 38. Querschnitt einer Basidie im Stadium der zweiten Kerntheilung.

Fig. 39. Querschnitt einer Basidie mit den vier Enkelkernen.

Inhalt

des vorliegenden 2. Heftes, Band XXXII.

Die grünen Halbschmarotzer.

II. *Euphrasia, Alectorolophus* und *Odontites.*

Von

E. Heinricher.

Mit Tafel V u. VI und 1 Holzschnitt.

Mit Ausnahme von *Alectorolophus* beschränkt sich diese zweite Abhandlung noch auf die Gattungen *Euphrasia* und *Odontites*, die Hauptversuchspflanzen der ersten Mittheilung. Die Ergebnisse mit *Bartsia, Pedicularis* und *Melampyrum*, sowie mit den Santalaceen sind noch zu lückenhaft und wird deren Veröffentlichung, so weit es sich um bemerkenswerthe Verhältnisse bei diesen Parasiten handelt, in einer späteren Abhandlung folgen.

Die Nährpflanzen der Euphrasien.

In der ersten Mittheilung gab ich allgemein der Ansicht Ausdruck, „dass die Auswahl der Wirthspflanzen bei der Mehrzahl der grünen Halbschmarotzer keine weitgehende ist, sondern dass sie ergreifen, was sie eben finden, soweit ihnen bei manchen Pflanzen nicht vielleicht durch gewisse Einrichtungen Schwierigkeiten gegen das Eindringen der Haustorien entgegentreten mögen". Im Besonderen hatte ich für *Odontites Odontites* gezeigt, dass sich selbe auf zwei auf's Gerathewohl gewählten dikotylen Pflanzen hatte erziehen und zur vollen Entwickelung bringen lassen. Dabei vertrat ich einen gegensätzlichen Standpunkt gegenüber Wettstein, der sich rücksichtlich *Euphrasia* in seiner Monographie[1]) folgendermassen geäussert hatte: „Soviel ich bisher feststellen konnte, spielen unter den Nährpflanzen der *Euphrasia*-Arten Mono-

---

1) l. c., p. 28.

kotylen, und zwar Gramineen und Cyperaceen, die Hauptrolle, doch scheinen die Euphrasien geradeso wie andere Parasiten unter den ihnen zur Verfügung stehenden Arten eine Auswahl zu treffen und nur dann normal zu gedeihen, wenn ihnen bestimmte Pflanzen zur Verfügung stehen".

Dass meine Anschauung, insbesondere hinsichtlich der Dikotylen als Wirthspflanzen, auch für *Euphrasia* Giltigkeit haben dürfte, ging weiter aus einer kurzen Mittheilung hervor, die ich schon im Frühjahre 1897, gelegentlich eines Vortrages [1]) gemacht habe, bei dem ich Topfkulturen mit blühenden *Euphrasia Rostkoviana*, einerseits erzogen auf *Möhringia trinervia* Clairv., andererseits zwischen verschiedenen dikotylen Wirthspflanzen, vorwies [2]).

Im Nachstehenden werden für mehrere Arten der Gattung *Euphrasia* die Belege für die Richtigkeit der von mir zuerst vertretenen, oben gekennzeichneten Ansichten erbracht. Bei der Auswahl der Versuchspflanzen waren zum Theil die Angaben massgebend, welche Wettstein bezüglich einzelner Arten gebracht hatte. Ich betone aber ausdrücklich, dass Wettstein seine Angaben „nur als vereinzelte Beiträge zur Beantwortung der aufgeworfenen Frage" bezeichnet hatte, und ferner dem hinzugefügt hat „ich gedenke die bezüglichen Versuche fortzuführen". Letzteres ist, wie die letzte Fussnote beweist, inzwischen bereits der Fall gewesen und geht als Resultat dieser weiteren Versuche eine wesentliche Annäherung der Anschauungen Wettstein's zu den von mir vertretenen hervor.

I. *Euphrasia Salisburgensis* Funck.

Rücksichtlich dieser Art reichen meine Versuchsergebnisse am weitesten. Wettstein [3]) hatte über sie berichtet „*E. Salisburgensis* konnte ich trotz wiederholter Versuche auf Gramineen nicht zur Blüthe bringen, dagegen gelangen mir

---

1) Vgl. Berichte des naturwissenschaftl. medicinischen Vereines in Innsbruck, XXIII. Jahrg., p. 20.

2) Im September 1897 hat dann auch Wettstein selbst in einer kleinen Abhandlung „Zur Kenntniss der Ernährungsverhältnisse von *Euphrasia*-Arten" (Oester. Botan. Zeitschrift, Jahrg. XLVII, p. 319) dargethan, dass *Euphrasia Rostkoviana* auf Dikotylen sehr verschiedener Familien (Rubiaceen, Papilionaceen, Compositen, Caryophyllaceen) zu gedeihen vermag.

3) Monographie, p. 29.

Kulturversuche, als ich *Carex alba* zur Unterlage nahm. An einer wildwachsenden Pflanze konnte ich gleichfalls einmal *E. Salisburgensis* auf Wurzeln einer *Carex* bei Trins in Tirol nachweisen".

Meine Versuche hatten zunächst im Auge, die Kultivirbarkeit dieser Art auf Gramineen darzuthun. Auf Feldern von 0,7 qm Fläche wurden zu dem Zwecke im reservirten Theil des botan. Gartens die unten angeführten Pflanzen in einzelnen Ballen in mehr oder minder reicher Zahl ausgesetzt, und am 30. October 1896 die Samen von *Salisburgensis*, hauptsächlich um die Ballen der Wirthspflanzen, ausgesäet. Durch das spontane Auftreten sehr vieler anderer, insbesondere dikotyler Pflanzen in den Versuchsfeldern, deren zu reichlicher Entwickelung zeitweilig durch Jäten entgegengetreten werden musste, wurde das Versuchsergebniss in willkommener Weise erweitert. Stets wurden die Euphrasien sammt den Wirthspflanzen in Ballen ausgestochen, dann die Freipräparation des Wurzelwerks, und endlich der Nachweis der Haustorien auf den Wurzeln der Wirthspflanzen vorgenommen.

Die Versuchsfelder waren zunächst mit den nachfolgenden, absichtlich gewählten Pflanzen beschickt worden: *Sesleria coerulea* Ard, *Poa alpina* L., *Avena distichophylla* Vill., *Luzula spadicea* DC., *Carex tenuis* Horst, *C. firma* Horst, *C. alba* Scop., *C. sempervirens* Vill.

Vorerst sei über das Verhalten der *E. Salisburgensis* auf diesen Wirthen und einiges Allgemeine über die Kulturen erörtert. Am 15. April waren in allen Versuchsfeldern Keimlinge reichlich da. Mit Beginn Juni kamen die ersten Pflanzen zur Blüthe, Ende des gleichen Monats war so ziemlich der Höhepunkt des Blühens erreicht. An den Wurzeln aller genannten Wirthspflanzen wies ich Haustorien der Euphrasien nach, nur *Poa alpina* blieb ununtersucht. Allgemein wurde beobachtet, dass durch zu üppige Entwickelung der Wirthspflanzen und besonders dichten Stand derselben die Parasiten unterdrückt werden. Die Euphrasien brauchen viel Licht um sich zu entwickeln, und offenbar gilt dies auch für die Mehrzahl der grünen Halbschmarotzer. In Folge dessen werden die Parasitenpflänzchen, welche innerhalb der dichten Ballen von Wirthspflanzen aufgehen, unterdrückt, oder sie entwickeln sich schmal und schmächtig, bieten deutliche Anzeichen des Etiolements, gestreckte Internodien, schmale, kleinere Blätter. Meist sind sie unverzweigt; wenn sie sich verzweigen, so treten an den Zweigen die gleichen Erscheinungen

auf. Auch die an der Peripherie wachsenden Exemplare, die von einem kräftigen, dichten und schattenden Wirth mehr minder überdeckt werden, zeigen das gleiche Verhalten, und erst die der Wirkung des Lichtentzuges nicht mehr ausgesetzten Individuen, die aber dennoch bis zum Wurzelwerk des Wirthes vorzudringen vermögen, entfalten sich zu kräftigen Individuen. Wirthe, die in Folge ihrer Wuchsverhältnisse einen weniger dichten und schattenden Bestand liefern, lassen auch in ihrer Mitte die Parasitenpflänzchen zu ziemlich kräftiger Entfaltung gelangen, die stärkeren finden sich auch hier peripherisch gestellt.

Poa alpina gedieh auf dem Versuchsfelde besonders üppig, in dichten Büscheln; die *Salisburgensis*-Pflänzchen wurden unterdrückt. *Avena distichophylla* wuchs im Garten viel dichter und höher heran als dies in der Regel an den alpinen Standorten der Fall ist; die im Rasen aufgegangenen *Salisburgensis*-Pflänzchen waren etiolirt, mit überverlängerten, bleichen und dünnen Internodien, kleinblättrig, sie wurden unterdrückt; nur peripherisch stehende Exemplare kamen zur Blüthe und erlangten jene Stärke, wie sie der *E. Salisburgensis* an den alpinen Standorten meistens eigen ist. Etwas besser ging es den Parasiten auf *Sessleria coerulea*; diese hatte sich ungemein kräftig und stark entwickelt, aber ihre starren, aufrecht stehenden Blätter schatten weniger. Schon innerhalb des Rasens der Wirthspflanze kamen neben etiolirten Euphrasien einige weniger etiolirte, unverzweigte, zum Blühen; kräftige, reicher verzweigte Individuen standen an der Peripherie.

Noch besser erwies sich wegen ihres schütteren, weniger schattenden Wuchses *Luzula spadicea*; hier fanden sich schon im Rasen der Wirthspflanze kräftige Exemplare des Parasiten, aber die stärksten Individuen doch aussen, neben der *Luzula* stehend. Die gleichen Verhältnisse traten an den *Carex*-Arten zu Tage.

Den dichtesten Wuchs mit ihren zwar zarten, aber hohen und bogig rückgekrümmten Blättern zeigte *Carex tenuis*. Zwischen ihr gingen nur Euphrasien von schwächlichem, etiolirtem Aussehen hervor; der Mehrzahl nach unverzweigte, — doch auch die stärkeren, sich verzweigenden Pflanzen, zeigen typisch die gleichen Charaktere. Zur Illustration seien die beiden etiolirten Pflänzchen in Fig. 6 u. 5, Taf. V, herangezogen, die dem *Carex*-Rasen am 18. Juni entnommen wurden.

Weit besser entwickelte sich die *Salisburgensis* auf der kurzblättrigeren *Carex sempervirens*. Zwar waren auch hier die un-

mittelbar im Rasen stehenden Pflanzen, trotz relativ geringer Ueberschattung, schwach, doch am Rande entwickelten sich kräftige verzweigte Pflanzen mit ziemlich reichem Blüthenansatz. Noch kräftiger gediehen die Exemplare zwischen und um die kurzrasige *Carex firma;* die kräftigsten Individuen der *Salisburgensis* standen allerdings mehr entfernt von dem Wirthe.

Aehnlich verhielt es sich auf der Versuchsparzelle, die mit *Carex alba* bestellt war, nur waren zwischen den kleinen, isolirt stehenden *Carex*-Büscheln stets auch andere Wirthe eingedrungen, so dass kaum eine *Euphrasia* ihren Parasitismus auf die *Carex alba* allein beschränkt haben mochte.

Was nun die in die Versuchsfelder eingedrungenen anderen Pflanzen betrifft, so ergaben sich folgende als geeignete Wirthe für die *Euphrasia.*

Poa annua L. Auf diesem kleinen Grase, mit relativ kurzem, am Boden ausgebreiteten Blattwerk, gedieh der Parasit vortrefflich und wurde wiederholt darauf festgestellt. Ein ganz kleines Pflänzchen dieser *Poa* trug eine kräftige, von unten ab verzweigte *Salisburgensis*, die an Masse ihre Wirthspflanze mehrfach überbot.

Veronica peregrina L. und *Veronica Buxbaumii* Ten. Auf beiden *Veronica*-Arten, und auf ersterer wiederholt, wurden sehr kräftige, von unten auf reichlich verzweigte Individuen der *E. Salisburgensis* aufsitzend festgestellt.

Sonchus laevis All. Eine kräftige *Euphrasia* sass dem Wurzelwerk dieser Composite auf. Haustorien wurden daran reichlich nachgewiesen. Die unteren Triebe der *Euphrasia* waren etiolirt, bis sie sich über den Bereich der schattenden Rosettenblätter der Wirthspflanze erhoben hatten; oben hin gestaltete sich die Internodien- und Blattausbildung normal und waren am 8. Juli, als die Pflanzen untersucht wurden, am Hauptspross schon Blüthen und reichlich Blüthenknospen vorhanden.

Senecio vulgaris L. Auf diesem Korbblüthler wurde die *E. Salisburgensis* wiederholt und zumeist in wahren Riesen-Exemplaren nachgewiesen; ähnlich starke Exemplare mit so reicher Verzweigung habe ich auf den alpinen und subalpinen Standorten der *Salisburgensis* nie gesehen. Auf Taf. V findet sich in Fig. 4 eine auf *Senecio* erwachsene Pflanze reproducirt; es konnte aber, weil bei der photographischen Wiedergabe ein unschönes Bild sich ergeben hätte, keineswegs die stärkste und am reichsten verzweigte dazu erwählt werden.

Dipsacus Fullonum L. Keimlinge dieser Pflanze traten in den Versuchsfeldern reichlich auf; sie wurden zum grösseren Theil, wegen ihres relativ bedeutenden Raumanspruches, rasch beseitigt. Vielfach standen zwischen ihnen zumeist schwächere Exemplare der *E. Salisburgensis*, deren Haustorien auch mehrfach an *Dipsacus*-Wurzeln nachgewiesen wurden. Auch ein blühendes, stärkeres Exemplar wurde auf einer jungen *Dipsacus*-Pflanze festgestellt. Diese Composite, mit ihren relativ derben Wurzeln, dürfte wohl nur als relativ zarte Keimpflanze der *Euphrasia* als Wirth zugänglich sein.

Trifolium pratense L. Neben einer schwächeren *Trifolium*-Pflanze, welche isolirt stand, fand ich eine am 18. Juni schon über 10 cm hohe, kräftige *E. Salisburgensis*. Die Pflanze besass erst zwei Seitensprosse und trug noch keine Blüthen, hätte ohne Zweifel sich aber noch weiter entfaltet. Haustorien an den Kleewurzeln wurden selbstverständlich festgestellt.

Capsella Bursa pastoris Mönch. Auch auf dieser annuellen Unkrautpflanze entwickelte sich *E. Salisburgensis* ausserordentlich kräftig. Es wurden am 9. Juli Exemplare eingelegt, welche in Hinsicht auf die reiche Verzweigung und Kräftigkeit nur jenen gleichen, oder um geringes von ihnen übertroffen werden, die auf *Senecio vulgaris* parasitirten.

Auf *Epilobium roseum* L. wurden Haustorien eines blühenden Individuums der *E. Salisburgensis* ebenfalls gefunden. Nur waren in diesem Falle die Haustorien des Parasiten auf drei Wirthspflanzen gleichzeitig nachzuweisen: ausser auf den Wurzeln des *Epilobium* auch auf jenen von *Veronica peregrina* und von *Poa annua*. Ja vermuthlich waren auch Keimpflänzchen von *Dipsacus Fullonum* mit in Contribution gezogen. Derlei wurden noch mehrere Fälle festgestellt. So Haustorien der gleichen *Euphrasia* auf *Carex alba*, *Poa annua* und *Trifolium pratense*, auf *Trifolium pratense* und *Senecio vulgaris;* Fälle, die in der freien Natur sehr häufig sein und die verschiedensten Combinationen von Nährpflanzen zur Folge haben werden.

Eine zweite Versuchsreihe mit *E. Salisburgensis* ergab im Wesentlichen ein negatives Resultat, das aber doch in einer Richtung eine, aus der eben besprochenen gewonnene, Erfahrung bestätigt.

Vier Versuchsflächen von gleichem Ausmaass der oben erwähnten, wurden am 20. Juni 1896 besäet mit *Alopecurus pratensis* L., *Trifolium pratense* L., *Festuca pratensis* Huds. und *Agrostis*

vulgaris Wilh. Am 30. October 1896 wurde zwischen die indessen aufgegangenen Wirthspflanzen Samen von *E. Salisburgensis* nachgesäet. Während sich nun während des Jahres 1897 *E. Salisburgensis* auf den Versuchsflächen der erst geschilderten Reihe reichlich einstellte, wurde sie innerhalb der Versuchsfelder der zweiten gar nicht sichtbar. Die Wirthspflanzen hatten hier ausnahmslos einen dichten und hohen Stand, der offenbar die Entwickelung des Parasiten unterdrückte. Nur randständig an der mit *Trifolium* besetzten Fläche wurde am 2. Juni ein kümmerliches, schmalblätteriges, einblüthiges Pflänzchen der *E. Salisburgensis* beobachtet, und ebenfalls schwache, mehr oder minder etiolirte Pflänzchen in grösserer Zahl, randständig neben dem mit *Festuca pratensis* bepflanzten Beete. Auch diese Kümmerlinge fanden sich nur an jener Flanke der Versuchsflächen, auf welcher der seitliche Lichtbezug am reichlichsten war.

II. *Euphrasia Rostkoviana* Hayne.

Kulturen im Freiland.

Gleiche Flächen, wie bei *E. Salisburgensis*, wurden im Sommer 1896 besäet mit: 1. *Poa pratensis* L., 2. *Arrhenaterum elatius* Pal.; 3. mit *Avena flavescens* L., während auf ein viertes Versuchsfeld einzelne isolirte Ballen von *Carex sempervirens* Vill. gesetzt wurden. Auf allen Feldern wurde *E. Rostkoviana* angebaut.

Auch hier gingen die Gräser auf den drei ersten Versuchsscheiben dicht auf, und in gleicher Weise, wie bei den entsprechenden Aussaaten von *E. Salisburgensis*, kamen auf ihnen keine Pflanzen von *E. Rostkoviana* zum Vorschein, sie wurden offenbar durch die für sie bestimmten Wirthspflanzen erdrückt. Nur neben dem mit *Avena flavescens* bestellten Felde wurde randständig ein ziemlich kräftiges *E. Rostkoviana*-Pflänzchen beobachtet. Anders war der Erfolg mit dem gleichen zur Aussaat verwendeten Samen im vierten Felde, wo die *Carex sempervirens* in einzelnen isolirten Büschen stand. Hier entwickelten sich mehrere kräftige Pflanzen von *E. Rostkoviana*. Dadurch, dass hier auch eine Anzahl von anderen Pflanzen spontan aufgegangen war, weiters dadurch, dass einzelne Samen der *E. Rostkoviana* in die benachbarten, mit *E. Salisburgensis* besäeten Felder verweht wurden, liess sich *E. Rostkoviana* auf folgenden Wirthspflanzen nachweisen:

1. Auf *Carex sempervirens*. Zwei kräftige Pflanzen, welche das Mittelmaass der im Freien in der Regel zu findenden

übertrafen, befanden sich am 22. Juli noch in reicher Blüthe, bei gleichzeitig reichem Fruchtansatz. Haustorien wurden indess nicht nur auf den Wurzeln der genannten *Carex*, sondern auch auf jenen der *Veronica peregrina* und eines Keimpflänzchens von *Dipsacus Fullonum* nachgewiesen.

2. Auf *Carex alba*. Zwei kräftige, blühende Pflanzen; eine dritte, noch stärkere Pflanze (Hauptspross 19 cm hoch, fünf starke Seitentriebe) hatte gleichzeitig Haustorien auch auf dem Wurzelwerk von *Veronica peregrina* aufsitzen.
3. *Calamagrostis* sp. Drei sehr kräftige Pflanzen mit reicher Verzweigung und Blüthenbildung. Eines besonders stark, 18 cm hoch, dicht verzweigt; Zweige erster Ordnung, an Mächtigkeit den Hauptspross nahezu erreichend, mit vielen blühenden Zweigen zweiter Ordnung. Haustorien wurden auch an einer anstehenden *Poa annua* festgestellt.
4. Auf *Poa annua*. Kräftige, verzweigte, blühende Pflanze.
5. Auf *Veronica peregrina* L. Ein Exemplar, kräftig, aber nicht verzweigt, parasitirte auf den Wurzeln eines isolirt stehenden, schwächeren Individuums der *V. peregrina*, welches zur Zeit der Entnahme bereits im Abtrocknen begriffen war und seine Früchtchen schon entleert hatte (22. Juli). Ein anderes sass zwischen mehreren Pflanzen der *V. peregrina*, auf deren allen Wurzeln Haustorien der besonders kräftigen *Euphrasia* (Hauptspross 17 cm hoch, 19 Seitensprosse, alle in Blüthe) nachgewiesen wurden. Eine dritte kräftige *E. Rostkoviana* sass auf den Wurzeln einer schwächeren, schmächtigen *V. peregrina* (Stengel 4,5 cm hoch, fünf reife, entleerte Früchtchen). Diese *Veronica* war bereits im Abtrocknen und hatte wohl unter dem bedrückenden Wirken des Parasiten eine so kümmerliche Entwickelung genommen. Der Parasit dürfte nachträglich die Wurzeln einer nahestehenden *Poa annua* ergriffen haben, doch gelang es nicht, Haustorien auf den Wurzeln dieser nachzuweisen.

Topf-Kulturen.

In seiner Monographie [1]) hatte Wettstein über *E. Rostkoviana* berichtet, dass sie in Kulturen gut gedieh auf *Poa nemoralis*,

1) p. 29.

P. annua und *Agrostis vulgaris*. „Ich konnte sie nicht zur vollen Entwickelung bringen auf *Holcus mollis*, *Dactylis glomerata* und Cyperaceen“. Schon voranstehend wurde mitgetheilt, dass *E. Rostkoviana* auf *Carex sempervirens* und *C. alba* in kräftigen Exemplaren gezogen wurde, und auch Wettstein[1]) hat später über gelungene Versuche, in denen *Carex silvatica* und *C. flava* als Wirthe dienten, berichtet, woraus also hervorgeht, dass die Cyperaceen als Wirthe keineswegs ausgeschlossen erscheinen.

Die Topfkulturen bezweckten erstens, die Frage zu prüfen, ob die oben genannten Gräser in der That als Wirthe der Euphrasien ungeeignet sind, zweitens die Ernährbarkeit der Euphrasien durch dikotyle Nährpflanzen zu erweisen, da ja die vorangehend mitgetheilten Ergebnisse der „Feldkulturen“ zur Zeit noch nicht vorlagen.

Allgemein ist hervorzuheben, dass sich die Topfkulturen als wenig günstig erwiesen. Obwohl dieselben an nach dem Süden, nach dem botanischen Garten hin, gerichteten Fenstern des Institutes standen, behinderte doch der mangelnde volle Lichtbezug einigermassen die Entwickelung, der, wie die Freilandversuche zeigten, sehr lichtbedürftigen Euphrasien. Dazu gesellt sich die schwieriger richtig zu treffende Bewässerung, die leicht ein Zuviel oder Zuwenig erreicht, und endlich hatten die Kulturen sehr unter grünen Aphiden zu leiden, welche die Wirthspflanzen, aber auch die Euphrasien, in grosser Zahl besiedelten und die zu vertilgen trotz aller Mühe nicht gelang. Kurz soll nun tagebuchartig einiges über diese Kulturen mitgetheilt werden.

I. *Dactylis glomerata*. Aussaat von Wirths- und *Euphrasia*-Samen am 30. December 1896. Wirth keimt bald reichlich, die ersten *Euphrasia*-Keimlinge erscheinen am 6. Februar 1897. Am 19. März sind bei 24 Euphrasien vorhanden. 7. April. An vielen Euphrasien ist Chlorose mehr oder minder wahrnehmbar. 24. April. Die stärksten Euphrasien haben sechs Laubblattpaare entwickelt. *Dactylis* leidet stark unter Blattläusen; die unteren Blätter vertrocknen. Auch die Euphrasien sind mit „Honigthau“ überzogen, der das Substrat für russthauartige Pilze liefert. 23. Mai. Die meisten Euphrasien verkümmern, nur zwei Pflanzen sind stärker. 21. Juli. Eine der vorerwähnten Pflanzen kräftigt sich sichtlich; sie hat zwei Seitentriebe angelegt, entfaltet am Haupttrieb

1) Oesterr. Botan. Zeitschrift, Jahrg. 1897, p. 319.

die ersten Blüthen, besitzt drei weitere Blüthenknospen. Der Gipfel kräftig und weiterwachsend.[1]) 6. August. Dieselbe Pflanze ist 13 cm hoch, besitzt fünf Fruchtanlagen, drei offene Blüthen, viele Knospen; solche auch an einem Seitentrieb. Die Pflanze wird ausgetopft, Haustorien an den Wurzeln von *Dactylis* festgestellt.

II. *Holcus mollis.* Aussaat wie bei I. Die ersten *Euphrasia*-Keimlinge erscheinen am 9. Februar. Am 19. März sind 60 Pflanzen vorhanden, die stärkste ist in der Entfaltung des 5. Laubblattpaares begriffen. 19. April. Die Kultur leidet sehr unter Blattläusen, die Erscheinungen ähnlich wie bei I; viele Euphrasien sterben ab. 23. Mai. Eine *Euphrasia* trägt verkümmerte Blüthenknospen. 21. Juli. Alle Euphrasien zu Grunde gegangen, kein Individuum gelangte zur Blüthe.

III. *Möhringia trinervia.* Aussaat dieser Ende Januar 1897, die Samen von *E. Rostkoviana* erst am 16. Februar dazu gesäet. Die ersten *Euphrasia*-Keimlinge erscheinen schon Ende Februar, die zarte Wirthspflanze geht sehr dicht auf. 24. April. Die stärkste *Euphrasia* hat schon Blüthen angelegt, am 6. Mai öffnet sich die erste Blüthe. Am 23. Mai hat die gleiche Pflanze schon vier Fruchtanlagen, weiters drei offene, kräftige Blüthen. 9. Juli. Es blühen wieder drei *Euphrasia*-Individuen; sie gleichen schwächeren, unverzweigten *Rostkoviana*-Pflanzen auf Wiesen. Haustorien auf den Wurzeln von *Möhringia* werden nachgewiesen; eine *Euphrasia* hatte auch eine zufällig aufgegangene Pflanze von *Trifolium pratense* ergriffen. Es blühen und fruchten mehrere Pflanzen; neben normalen Blüthen finden sich verkümmerte. Die schon früher vorhandene Verlausung der Kultur nimmt überhand. Noch im September kommen einige schwächliche Pflanzen zur Production einiger Blüthen und Früchte.

IV. *Capsella Bursa pastoris.* Aussaat am 30. December 1896. Die *Euphrasia* keimt schon am 16. Februar, *Capsella* erst einen Monat später. Am 17. März wurden 30 *Euphrasia*-Pflänzchen gezählt. Auch in dieser Kultur nahmen die Blattläuse überhand. Viele Euphrasien setzen verkümmerte Blüthenknospen an. Am 28. Mai trägt eine Pflanze, oberhalb obliterirter Blüthenknospen, in den Achseln der Blätter des achten Paares zwei Blüthen mit verkümmerter Corolle, in jenem des neunten Blattpaares zwei Blüthen

---

1) Der Wirth wurde, um die schädliche Beschattung zu beseitigen, zurückgeschnitten.

mit verkümmerter Unterlippe. Diese Verkümmerung betraf den Mittellappen, welcher nicht, wie normaler Weise, zweispaltig ausgestaltet war, sondern einen einfachen zugespitzten Zahn darstellte. 16. Juni. Zwei Pflanzen blühen; dieselben sind nicht besonders kräftig, 12—13 cm hoch, die Blüthen jedoch normal. Eine reift auch eine Kapsel.

V. Diverse Dikotylen. Aussaat wie bei IV. Schon am 9. Februar sind zahlreiche Keimlinge von *Euphrasia* vorhanden. Als Wirthspflanzen gingen auf: *Sonchus laevis*, *Rumex acetosa*, *Capsella Bursa pastoris*, *Polygonum aviculare* und *Epilobium roseum* (in je einem Exemplar), *Stellaria media*, *Euphorbia Peplus* und *Veronica peregrina* in mehreren Exemplaren. 24. April. Unter den Euphrasien sind mehrere recht kräftige Pflanzen; die stärkste ist drei cm hoch, steht in der Entwickelung des zehnten Laubblattpaares und zeigt zwei Paare von Blüthenknospen angelegt. Isolirt von Wirthspflanzen stehende Individuen sehen verkümmert und chlorotisch aus. 6. Mai. Ein Pflänzchen trägt zwei offene, normale Blüthen in der Achsel des achten Laubblattpaares, und höher noch vier Blüthenknospen. Es steht neben *Capsella* und einigen kleineren Euphrasien. Eine andere *Euphrasia* mit elf Blattpaaren trägt in den Achseln des sechsten und siebenten Paares verkümmerte Knospen, in jenem des achten Blüthen mit gut entwickeltem Kelche, hervorstehender Narbe, doch ist keine Corolla sichtbar. Das nächste Blattpaar stützt Blüthen mit sichtbarer, aber kümmerlicher Corolla. Diese Pflanze steht neben *Euphorbia* und *Veronica*. Die stärkste *Euphrasia* hat elf Blattpaare, trägt kräftige Blüthen vom siebenten Paare an. 23. Mai. Die letzterwähnte Pflanze entwickelt bereits fünf Früchtchen, hat drei Blüthen und höher oben Knospen. Ein anderes Exemplar hat schon 10 cm Höhe, 17 Blattpaare. Vom achten Paare an trägt es verkümmerte Blüthen, ohne sichtbare Corolla, aber mit grossen Kelchblättern. Die Pflanze steht zwischen *Epilobium* und *Polygonum*. Die *Euphrasia*, die an *Rumex* ansteht, ist kräftig, aber auffallend gestaucht. — Es ist zu bemerken, dass in dieser Kultur, in welcher ebenfalls frühzeitig Blattläuse in Ueberzahl auftraten und die bis Ende Juli controlirt wurde, keine Pflanze mehr normale Blüthen entwickelte.

Versuchen wir aus diesen Topfkulturen Ergebnisse zu gewinnen, so lässt sich Folgendes hervorheben: Den früher genannten fünf als geeignet befundenen Wirthspflanzen schliessen sich an: 6. *Möh-*

ringia trinervia und 7. *Dactylis glomerata*. *Holcus lanata* ergab kein Resultat. Doch erscheint es mir kaum fraglich, dass sich *Euphrasia* auch auf diesem Grase ziehen liesse, und dass der Misserfolg der schädigenden Wirkung der Aphiden zuzuschreiben ist, welche offenbar auch die Kultur mit *Dactylis* stark beeinträchtigt hatte. Die schädigende Beeinflussung durch die Blattläuse ist wohl auch bei den übrigen Kulturen in Betracht zu ziehen. Die angedeuteten Verkümmerungen der Blüthen sind sehr wahrscheinlich ihnen zuzuschreiben, und es scheinen die Euphrasien ähnlichen Blüthendeformationen, wenn auch in geringerem Grade, unter der Einwirkung der Aphiden unterworfen zu sein, wie sie Peyritsch[1]) für die *Arabis*-Arten nachgewiesen hat. In dem Sinne spricht, dass auch in der Kultur mit *Möhringia*, neben normalblüthigen Pflanzen, solche mit verkümmerten Blüthen auftraten, desgleichen in der Kultur mit *Capsella Bursa pastoris;* und letzteres fällt besonders in die Wagschale, da früher gezeigt wurde, in wie üppigen Exemplaren *E. Salisburgensis* im Freilande auf der genannten Crucifere gedieh. Allerdings traten die verschiedenen Formen der Blüthenverkümmerung, zum Theil auch andere Wuchsanomalien, von deren Schilderung hier abgesehen wird, besonders in der Topfkultur V auf. Mit Rücksicht auf einige der dort vertreten gewesenen Wirthspflanzen erscheint es mir zwar nicht wahrscheinlich, aber doch nicht im verneinenden Sinne unbedingt sichergestellt, ob sie nicht an einem Theil der abnormen Erscheinungen an den Euphrasien Schuld sein könnten. Es wäre ja denkbar, dass eine beschränkte Zahl von Pflanzen, wie Euphorbien, *Rumex*-Arten sich in Folge der Beschaffenheit ihrer Säfte für die Parasiten als Wirthe nicht eignen könnten. Es wäre auch denkbar und gewiss ausserordentlich interessant, wenn es sich zeigen liesse, dass ein solcher Einfluss im Zusammenhang mit gewissen abnormen Ausbildungsformen des Parasiten oder seiner Organe stehe. Dies müssten eigene Versuche, in denen jeweilig einer der fraglichen Wirthe allein den Euphrasien zu Gebote stände, erweisen.

III. *Euphrasia minima* Jacq.

In Freilandkulturen, deren Schilderung in einem anderen Abschnitte erfolgen soll, vermochte ich *E. minima* auf folgenden Wirthspflanzen nachzuweisen:

1) Zur Aetiologie der Chloranthien einiger *Arabis*-Arten, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIII., 1882.

1. Auf *Anthoxanthum odoratum.* Pflanze kräftig, Hauptspross über 8 cm hoch, mit vier grösseren Seitenzweigen (3—4 cm lang). Eines der grössten Blätter 8 mm lang, 7 mm breit. An der am 25. Juni eingelegten Pflanze befanden sich am Hauptspross vier sich öffnende Kapseln mit gutem Samen, fünf reifende Früchtchen, einige kürzlich abgeblühte und eine eben offene Blüthe; im Endschopf Blüthenknospen. An den Seitentrieben zum Theil reifende Kapseln und Blüthen.
2. Auf *Carex sp.* und *Luzula spadicea.* Eine kräftige Pflanze von gleicher Höhe wie die voranstehend beschriebene, aber unverzweigt. Kotyledonen noch erhalten; eine offene und vier reifende Kapseln, 2 Blüthen, starker Endschopf mit Blüthenknospen. Eingelegt 25. Juni 1897.
3. Auf *Luzula spadicea* DC. Pflanze von ähnlicher Stärke wie bei 2.
4. *Veronica peregrina* L. Eine Riesenpflanze von ausserordentlich kräftiger Gestaltung. Hauptspross 9—10 cm hoch, trägt an der Basis zwei kräftige Seitensprosse, deren einer dem Hauptspross an Mächtigkeit kaum nachsteht. Jeder derselben trägt wieder vier Seitensprosse, deren kräftigste 5—6 cm Länge erreichen. Sie ist sammt der Wirthspflanze nach einem Alkoholpräparat photographisch aufgenommen und in Fig. 1, Taf. VI, dargestellt. Bei der Entnahme der Pflanze, am 8. Juli, war die Wirthspflanze dem Absterben nahe; sie hatte ausgelebt, die zahlreichen Kapseln waren alle geöffnet, die Samen daraus entleert.

Diese Versuche mit den drei *Euphrasia*-Arten *E. Salisburgensis*, *E. Rostkoviana* und *E. minima* bestätigen meine schon früher geäusserte Ansicht, dass die Auswahl der Nährpflanzen seitens dieser Parasiten keine weitgehende ist. Als Wirthe erwiesen sich nicht nur geeignet diverse Gramineen, und Cyperaceen, sondern von Monokotylen noch eine Juncacee und Vertreter von sechs Familien der Dikotylen, nämlich der Alsineen (1 Art), Compositen (3 Arten), Cruciferen (1 Art), Onograrieen (1 Art), Papilionaceen (1 Art) und Scrophulariaceen (3 Arten). Ja die Dikotylen erwiesen sich als sehr geeignete Nährpflanzen der Euphrasien, was sich in der grossen Ueppigkeit der zum Theil auf ihnen erzogenen Pflanzen zeigte. Es sei im Be-

sonderen auf die riesigen Exemplare hingewiesen, die *E. Salisburgensis* auf *Senecio vulgaris*, auf *Capsella Bursa pastoris* etc., *E. minima* auf *Veronica peregrina* lieferten.

Ist im Allgemeinen die Auswahl der Wirthspflanzen seitens der Euphrasien gewiss eine geringe, so müssen doch eigene Versuche erst nachweisen, ob nicht vereinzelten Pflanzen, durch die qualitative Eigenschaft ihrer Säfte, die Eignung, als Wirthe der Euphrasien dienen zu können, abgeht. Dass milchende Pflanzen von vornherein nicht ausgeschlossen sind, zeigte die kräftige Entwickelung der *E. Salisburgensis* auf *Sonchus laevis;* doch ist die Frage, ob dies für alle milchenden Pflanzen gilt, damit nicht entschieden, und wären in dieser Beziehung zunächst Vertreter der Gattung *Euphorbia* zu prüfen. Ebenso erscheint es fraglich, ob Pflanzen mit reichem Gehalt an oxalsaurem Kali, wie die *Rumex*-Arten, als Wirthspflanzen dienen können.

Die Versuche erwiesen ferner ein hohes Lichtbedürfniss der Euphrasien und im Zusammenhange damit steht, dass einige Pflanzen, die in Folge ihrer Wuchsverhältnisse stark schattend wirken, eine mindere Eignung als Wirthe besitzen. So werden gewisse Pflanzen nur in bestimmten Altersstadien die Entwickelung der Euphrasien, welche sie ganz gut zu ernähren vermögen, gestatten. Die noch relativ jungen *Dipsacus*-Keimlinge lassen neben ihnen aufgegangene und an ihren Wurzeln mit Haustorien befestigte Euphrasien zur Entfaltung kommen, ob dasselbe an erwachsenen *Dipsacus*-Pflanzen möglich wäre, erscheint fraglich. Dichte *Carices* und Gräser lassen zumeist nur an ihrer Peripherie die Euphrasien sich gut entwickeln; relativ schwache und isolirt stehende Exemplare, der gleichen *Carices* und Gräser, können aber die von ihnen ernährten Euphrasien zu üppigster Entfaltung gelangen lassen.

So wie die eigenen Wuchsverhältnisse der Pflanzen, die Dichte und Länge der Blätter, die Höhe der Stengel und Halme, die Emporrichtung derselben oder ihr mehr minder ausläuferartiges Verhalten, die grössere oder mindere Eignung einer Pflanzenart, den Euphrasien als Wirth zu dienen, bestimmen, so erscheint andererseits die

Dichte des Bestandes, den eine bestimmte Pflanzenart an einer Localität hat, massgebend dafür, ob sich die Euphrasien entwickeln können oder nicht. Wo hohe Gräser in dichtem Stande eine Wiese bedecken, werden die Euphrasien unterdrückt. Lockert sich der Bestand, gedeihen die Gräser minder gut, stehen sie isolirt, so können dieselben Gräser sich als ausgezeichnete Wirthe erweisen.

Die Versuche haben ferner gezeigt, dass dieselbe *Euphrasia* oft nachweislich auf zwei bis drei verschiedenen Wirthspflanzen ihre Saugorgane befestigt hat, dass sie also aus qualitativ mehr minder verschiedenen Nährpflanzen die zu ihrem Gedeihen nöthigen Stoffe assimilirt. Es ist kein Zweifel, dass ein solches Verhalten, die Ausnützung mehrerer und verschiedener Wirthspflanzen gleichzeitig, in der Natur sehr häufig stattfindet.

Euphrasia minima Jacq., eine relativ selbstständig entwickelungsfähige Art.

In der ersten Abhandlung erwähnte ich p. 93, gelegentlich der Besprechung von Zwergpflänzchen der *E. stricta*, welche in einer „Dichtsaatkultur ohne Wirth" zum Blühen gelangten, dass diese Pflänzchen „habituell sehr an eine Form der *Euphrasia minima* erinnern, die ich auf Geröllhalden beobachtet habe, fast ohne andere, zwischenstehende Pflanzen. Ich bin geneigt, selbe gewissermassen als eine „Hungerform" anzusehen". Eben dort p. 104 äusserte ich wieder: „Ich vermuthe z. B., dass *E. minima* eine solche Art ist, die sich im Nothfalle ohne Parasitismus bis zur Blüthen- und Fruchtbildung aufzuschwingen vermag. Ich sah z. B. am Aufstieg zum Hühnerspiel am Brenner, in einer steinigen Halde, zwergige Exemplare stehen; neben den meisten derselben war keine Wirthspflanze erkennbar. Die Stämmchen dieser Pflanzen erreichten 2—3 cm Höhe, die Blätter 2—3 mm Länge, 1—1 $^1/_2$ mm Breite. Von anderen Standorten besitze ich Pflänzchen, vielfach in der Höhe des Hauptstammes den genannten gleich, aber mit drei bis vier, dem Hauptstamme ähnlich kräftigen Seitensprossen, die Blätter 7 mm lang und 5 mm breit, auch darüber. Ich vermuthe, dass im ersteren Falle eine „Hungerform" vorliegt, repräsentirt durch

Pflänzchen, welche sich ohne Zuschuss von parasitisch erworbener Nahrung entwickeln mussten, oder wo doch der auf diesem Wege erlangte Zuschuss sehr gering, eventuell nur den eigenen Artgenossen entnommen war". An selber Stelle wurden Versuche mit *E. minima*, behufs Prüfung der geäusserten Vermuthung, angekündigt. Diese 1897 angestellten Versuche seien im Nachfolgenden geschildert.

Freilandversuche.

Aussaat der Samen von *E. minima* den 4. November 1896. I. Ein Versuchsfeld, im Ausmaass der bei den besprochenen Kulturen verwendeten, erhält schotterigen, steinigen Boden. Auf ihm erfolgt die Aussaat der *Euphrasia*-Samen allein, ohne andersartigen Wirth. Die ersten Keimlinge wurden am 15. April beobachtet. Am 29. April sind reichlich Pflanzen da, sie wachsen kräftig, haben die Stärke jener in der Topfkultur (siehe später) schon nahezu erreicht. 6. Mai. Die stärkeren Exemplare haben Blüthenknospen. Die Fig. 2, Taf. VI zeigt eine solche Zwergpflanze, die in der Achsel eines der Blätter des zweiten Laubblattpaares eine kräftige Blüthenknospe trägt, die sich so gestellt hat, dass sie gipfelständig zu sein scheint. 17. Mai. Das erste Pflänzchen blüht. Die Blüthe entspringt aus der Achsel eines Blattes des zweiten Laubblätterpaares, es folgen derselben aber noch weitere Blattpaare; die Stammknospe, welche diese trägt, ist durch die Blüthe zur Seite gedrängt. Das blühende Pflänzchen steht mit zwei weiteren dicht zusammen, aber isolirt von anderen Pflanzen. Von den beiden Nachbarpflänzchen lässt das eine ebenfalls eine Blüthenknospe erkennen, das dritte hat noch keine. Haustorien wurden an den Wurzeln nicht nachgewiesen, übrigens wurde das Wurzelsystem aus dem steinigen Boden auch durchaus nicht intact gewonnen. 2. Juni. Die meisten Pflanzen blühen. Drei Pflänzchen, die von einander gut 2 cm entfernt, von anderen Pflanzen aber vollkommen isolirt standen, bringt die Fig. 3, Taf. VI zur Anschauung. Alle Pflänzchen erreichen von den Kotyledonen ab eine Stammhöhe von annähernd 2 cm. Das erste trägt eine Blüthe in der Achsel eines der Blätter des dritten Paares; das gegenüberliegende Blatt stützt eine wahrscheinlich verkümmernde Blüthenknospe. Es sind noch vier weitere Blattpaare oberhalb der Blüthe makroskopisch erkennbar. Das zweite Pflänzchen trägt in der Achsel eines Blattes (drittes Paar) eine halbwüchsige Kapsel, in jener eines Blattes des vierten Paares eine Blüthe; die Gipfelknospe lässt gleichfalls vier weitere Blatt-

paare makroskopisch erkennen. Das dritte Pflänzchen stimmt wesentlich mit dem ersten überein.

Diese Pflänzchen waren also ohne Ausnützung anderer Wirthe zur Blüthe gelangt. Auch kann eine wesentliche Förderung derselben aus parasitischer Ausnützung von Artgenossen nicht vorliegen, da die drei Pflänzchen weit ab von anderen Pflanzen standen. Gegenseitig mochten sie sich ergriffen haben, aber einen besonderen Vortheil dürfte das kaum geboten haben; das ergiebt sich aus der ungefähr gleichen Stärke aller drei Pflanzen, die sämmtlich bis zur Blüthenbildung gelangten.

Spricht sich hierin eine relativ weitgehende, selbstständige Entwickelungsfähigkeit aus, so ist es doch lehrreich zu sehen, wie weit der Zuschuss an parasitisch erworbener Nahrung die Entwickelungsfähigkeit zu heben vermag. Eine in dieser Kultur neben einer *E. minima* aufgegangene *Veronica peregrina* lieferte jene Riesenpflanze, die schon p. 401 beschrieben wurde und deren Bild in Fig. 1, Taf. VI vorliegt. Selbst der vorhandene Seitenzweig dritter Ordnung übertrifft an Stärke die Stämmchen unserer Zwergpflanzen. Den stärksten Blättern dieser, bei 3 mm lang und breit, stehen an der Riesenpflanze solche gegenüber, welche die drei- bis vierfachen Maasse erreichen.

II. Auf diesem zweiten Versuchsfelde wurden die Samen von *E. minima* um einzelne, in kleinen Ballen ausgesetzte Glumaceen ausgesät. Es wurden dazu verwendet *Anthoxanthum odoratum*, *Avena nuda*, *Luzula spadicea*, vermengt mit einer *Carex sp.* Die Resultate mit diesen Wirthspflanzen sind schon p. 401 geschildert. Erwähnt sei nur, dass, entsprechend der spärlichen Zahl ausgesäter Samen, in der Kultur auch relativ wenig Pflanzen der *E. minima* aufgingen. Neben *Avena nuda* wurde nur eine relativ schwache, kleinblätterige, aber verhältnissmässig hohe Pflanze (etiolirt) beobachtet, die in Folge Ueberschattung durch das Gras nicht zum Blühen kam.

Hingegen verdient eine Beschreibung hier ein Pflänzchen der *E. minima*, das sich auf diesem Versuchsfelde, fernab von jeglicher Wirthspflanze, ziemlich kräftig entwickelt hatte, bei dem ein parasitisch gewonnener Nahrungszuschuss nahezu sicher ausgeschlossen erscheint. Dieses Pflänzchen, in Fig. 4, Taf. VI wiedergegeben, wurde am 19. Mai in Alkohol eingelegt. Die Kotyledonen sind gut erhalten; eines der Blätter des dritten Paares stützt eine Blüthe, ein Blatt des vierten Paares eine Knospe, ein fünftes Blattpaar

ist erkennbar. Bemerkenswerth ist das starke Wurzelwerk, das am Präparate allerdings nicht intact erhalten vorliegt. Seitenzweige der Hauptwurzel drangen in im Boden vorhandene, modernde Holzschilfer, sich vielfach verzweigend, ein; Haustorien wurden keine beobachtet, hingegen stellenweise reichliche Bildung von Wurzelhaaren. Der nach einer photographischen Aufnahme (Vergr. 70) hergestellte Holzschnitt giebt eine solche Stelle wieder. Diese Fähigkeit zu reichlicher Ausbildung von Wurzelhaaren steht offenbar mit der relativ selbstständigen Entwickelungsfähigkeit der *E. minima* in engster Beziehung und erinnert an die gleichen Verhältnisse bei *Odontites Odontites*, welche in meiner ersten Abhandlung hervorgehoben wurden.



Ein Wurzelstück der *Euphrasia minima* (Vergr. 70).

Topfkultur.

35 Samen wurden am 4. Nov. 1896 in einem grösseren Blumentopf auf fette Gartenerde ausgesät. Die Kultur hatte an einem Südfenster im botanischen Institute ihren Stand. Am 21. Februar waren die ersten drei Keimpflänzchen vorhanden, bis 7. April waren deren 27 da; das stärkste Pflänzchen war zu der Zeit bereits bei der Entwickelung des vierten Laubblätterpaares angelangt.

Auffällig ist, gegenüber den Erfahrungen mit den übrigen Euphrasien und den Rhinanthaceen überhaupt, der grosse Procentsatz von Samen, der schon im ersten Jahre zur Entwickelung gelangte. Es scheint sich diese alpine Art diesbezüglich abweichend zu verhalten. Am 19. April sind bei drei Pflanzen Blüthenknospen bemerkbar. Die Verhältnisse bei einer Pflanze seien genauer geschildert, die anderen verhielten sich ähnlich. (Sie glichen sehr dem in Fig. 2, Taf. VI dargestellten Pflänzchen, aus der Freilandkultur.) Das Sprösschen derselben zeigte 7 mm Höhe und trug die Kotyledonen und zwei Laubblätterpaare. Diejenigen des zweiten Paares stützten je eine Blüthenknospe (2—2 $^1/_2$ mm lang) Zwischen den Blüthenknospen sind die angelegten Blätter des dritten Paares mit der Lupe erkennbar. An den Blüthenknospen selbst sah man

zwischen den Kelchzähnen die Narbe vorragen, die Korolle war nicht sichtbar. Ich war ursprünglich der Ansicht, dass diese Blüthenknospen sich als kleistogame Blüthen entpuppen würden (sie wurden am 24. April noch bei vier Pflänzchen beobachtet), allein sie ergaben keinen Fruchtansatz und es handelte sich offenbar um verkümmerte Blüthen. Mit 29. April begannen einzelne Pflänzchen abzusterben, bis Ende Juni ereilte das gleiche Schicksal alle Pflanzen, ohne dass eine derselben eine normale Blüthe ergeben hätte. Die Kulturverhältnisse sagten den Pflanzen offenbar nicht zu; es scheint der *E. minima* die fettige Gartenerde nicht zu behagen und es dürfte die gebotene Lichtmenge zu gering, hingegen die Feuchtigkeitszufuhr eine zu reichliche gewesen sein.

Für alle Kulturen von *E. minima* wäre aber noch hervorzuheben, dass die Pflänzchen alle intensiv grün gefärbt waren, und die bei Kulturen ohne Wirthe, bei *E. Rostkoviana* besonders, aber auch an *E. stricta* nicht selten, so hervortretenden Erscheinungen der Chlorose fehlten.

Die Kulturen erwiesen also, dass die in der ersten Abhandlung rücksichtlich der *E. minima* geäusserte Ansicht in der That zutrifft. *Euphrasia minima* ist eine relativ selbstständig entwickelungsfähige Art, welche mit einem minimalen Zuschuss an parasitisch erworbener Nahrung, ja auch ohne einen solchen, ihren Lebenslauf vollenden kann. Bemerkenswerth dabei ist, dass sie diesen Entwickelungsgang in der Natur offenbar häufig durchmacht, und dass die mit demselben verbundene Zwergigkeit bei ihr weniger als Abnormität uns entgegentritt, sondern zum Theil wohl für ihre Speciesbenennung mit Ursache gewesen sein wird.

Den drei Exemplaren, die nach dem Alkoholpräparat Fig. 3, Taf. VI zeigt und die sich nur gegenseitig parasitisch anzufallen Gelegenheit hatten, und dem ebenfalls nach dem Alkoholpräparat in Fig. 4, Taf. VI wiedergegebenen, das sich ohne Parasitismus isolirt stehend entwickelt hatte, reihen sich hinsichtlich der Grössenverhältnisse wohl unmittelbar an die in den Figuren 1, 2 und 3 der Tafel V abgebildeten. Diese, zum Theil blühenden, zum Theil fruchtenden Pflänzchen wurden in einer steinigen Halde am Hühnerspiel (Brenner, Tirol, 28. August) gefunden und Hunderte solcher Zwergpflanzen hätten da gesammelt werden können. Die Pflänzchen hatten kaum Gelegenheit, parasitisch thätig zu sein, höchstens der Versuch, an einen hungernden Artgenossen sich anzusaugen, stand

einem oder dem anderen offen. Wie der Parasitismus die Grösse des Gesammt-Individuums, jene seiner Blätter, ferner die Verzweigung zu fördern vermag, illustrirt die auf *Veronica peregrina* parasitirend aufgegangene in Fig. 1, Taf. VI nach dem Alkoholpräparat wiedergegebene Pflanze. In der freien Natur sind solche Exemplare selten; doch habe ich einige ähnlich kräftige Stücke in der reichen Sammlung meines als Florist erfahrenen und eifrigen Schülers Fritz Stolz gesehen.

Die selbstständige Entwickelungsfähigkeit der *E. minima* fanden wir begründet in der relativ mächtigen Ausbildung, welche das Wurzelsystem, selbst bei den Zwergpflanzen, erfährt, insbesondere aber in der Fähigkeit der Wurzeln, Wurzelhaare, die für die Absorption maassgebenden Organe, in ziemlich ausgiebiger Weise bilden zu können. Sie verhält sich ganz ähnlich wie *Odontites Odontites*, die ihre relative Selbstständigkeit den gleichen Umständen verdankt.

Euphrasia Rostkoviana Hayne, ein Gegenstück zur *E. minima*. Ihr Verhalten bei Dichtsaatkultur ohne Wirth.

Wie Koch es zuerst für *Rhinanthus minor* Ehrh.[1]), später für *Euphrasia officinalis* L.[2]) (also spec.?) gezeigt hatte, gelangen bei Dichtsaat der Samen dieser Parasiten ohne beigegebenen, andersartigen Wirth, in Folge dessen, dass sich die Pflanzen gegenseitig parasitisch anfallen, doch einzelne *Rhinanthus*- und *Euphrasia*-Individuen auf Kosten der anderen Artgenossen bis zur Blüthen- und selbst Fruchtbildung. In meiner ersten Abhandlung habe ich das gleiche Verhalten für *Odontites Odontites* und *Euphrasia stricta* nachgewiesen und besonders darauf Nachdruck gelegt, dass *Odontites Odontites* sich unter solchen Bedingungen weit kräftiger und unter Inanspruchnahme von weniger Artgenossen zu entfalten vermag als *Euphrasia stricta*; weiter wurde betont, dass sich hierin einerseits eine mindere, andererseits eine stärkere Ausgeprägtheit des Parasitismus, und umgekehrt für *Odontites Odontites* eine grössere, für *Euphrasia stricta* eine mindere Befähigung zu selbstständiger Ernährung kundgebe. — Die Ergebnisse mit *Euphrasia stricta* stimmten, nach meiner Anschauung, mit jenen, die Wettstein

1) Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XX, 1889, p. 4.

2) Ebendort, Bd. XXII, 1891, p. 6.

mit *E. Rostkoviana* erzielt hatte, nicht überein. Wegen der Artverschiedenheit der Versuchspflanzen wiederholte ich 1897 den gleichen Versuch mit *E. Rostkoviana*, obwohl ich mehr minder überzeugt war, dass die beiden Arten nicht wesentliche Verschiedenheiten aufweisen dürften. Der Versuch liess jedoch solche, wie ich sogleich erwähne, über Erwarten weit zu Tage treten.

Derselbe sei nun in seinem Verlaufe nach dem Tagebuche kurz skizzirt: Aussaat der Samen 30. December 1896, am 16. Februar 1897 sind bereits mehrere Keimlinge da. 17. März. Die *Euphrasia*-Pflänzchen sehr zahlreich, stellenweise dicht. 7. April. Stärkste Pflanze in der Entwickelung des vierten Laubblätterpaares; Gipfelknospe chlorotisch. 24. April. Stärkste Pflanze entwickelt das sechste Laubblätterpaar; viele der schwächeren Pflänzchen mit chlorotischem Gipfel. 6. Mai. Stärkste Pflanze acht Blätterpaare, angelegte Blüthenknospen sind erkennbar. Andere kräftigere Pflanzen haben erst sechs Blattpaare. Bei einzelnen schwächeren Individuen tritt Chlorose prägnant hervor; sehr ausgeprägt ist sie bei einem Pflänzchen, dessen sämmtliche Blätter (vier Paare) rein weiss erscheinen, nur die Kotyledonen sind grün. 23. Mai. Das Pflänzchen mit angelegten Blüthenknospen kommt nicht weiter. Andere Pflanzen sind ziemlich kräftig, stehen bei der Entfaltung des elften Laubblätterpaares. Bei mehreren Pflanzen sterben die Gipfelknospen ab. 29. Mai. Die Kulturen kommen ins Freie in den Garten, jedoch unter Glasdach. 16. Juni. Stärkste Pflanze mit 13 Laubblattpaaren, doch keine Blüthen. Ueberall sind die Internodien sehr verkürzt. Bei manchen Exemplaren finden sich in den Achseln der unteren Blätter kleine Seitensprossanlagen. 23. Juni. Die Kultur wird mit einer Eisenvitriollösung (0,1 g auf 1000) begossen. 10. Juli. Die Chlorose hat wahrscheinlich etwas abgenommen. Die Kultur wird mit einer Normal-Nährlösung getränkt. 21. Juli. Eine beträchtliche Anzahl von Euphrasien ist bereits abgestorben und vertrocknet. Eine Pflanze hat sammt den Kotyledonen 18 Blätterpaare. Die Gipfelknospe beginnt zu vertrocknen. Verkümmerte Blüthenknospen (Anlagen) finden sich in den Achseln mehrerer Blattpaare. Die stärkste Pflanze hat 20 Blattpaare. Da die meisten Pflanzen noch immer chlorotisch sind, wird neuerlich mit Eisenlösung gegossen.

Während der Ferien übernahm der Institutsdiener die Beobachtung der Kultur. Ende August entwickelte ein Pflänzchen eine normale Blüthe, weitere Blüthenknospen desselben kamen

nicht zur Entfaltung. Auch ein zweites, neben der genannten noch übrig gebliebenes Exemplar hatte kleine rudimentäre Blüthenknospen in den Achseln einiger Blätter, starb aber, ohne dieselben zur Entwickelung gebracht zu haben, ab.

Der Unterschied zwischen *E. stricta* und *E. Rostkoviana*, bei Dichtsaatkultur ohne andersartige Pflanze, ist sonach nach meinen Versuchen der, dass *E. Rostkoviana* unter diesen Verhältnissen noch viel schwerer zum Blühen zu bringen ist als *E. stricta*. Schon *E. stricta* stand unter solchen Versuchsbedingungen weit hinter *Odontites Odontites* zurück, wie ich dies in der ersten Abhandluug darlegte und besonders betonte (vgl. p. 94). Vergleicht man aber die Dichtsaatkulturen der beiden *Euphrasia*-Arten, so ergiebt sich, dass bei *E. stricta* von 70 Pflänzchen, die anfangs in der Kultur vorhanden waren, doch neun, wenn auch zwergige Exemplare zur Blüthe kamen (vgl. l. c. Fig. 5 und 6), während von 80—90 anfänglich vorhandenen Pflänzchen der *E. Rostkoviana* nur eines eine Blüthe zu entfalten vermochte. Die Pflänzchen von *E. Rostkoviana* waren im Ganzen zwar etwas grösser als jene der *E. stricta*, doch verriethen sie frühzeitig ihr besonders kümmerliches Vegetiren, das sich auch in der sehr verbreitet auftretenden, ausgeprägten Chlorose, die bei mehreren Exemplaren beinahe mit gänzlichem Chlorophyllmangel (bis auf die Kotyledonen) verbunden war, zu erkennen gab. Aus diesem Ergebniss möchte ich schliessen, dass *E. Rostkoviana* gegenüber *E. stricta* ein noch ausgeprägterer Parasit ist, der sehr geringer eigener Ernährungsthätigkeit fähig ist, und der deshalb, unter Bedingung gesetzt, wo ihm nur die parasitische Ausnützung seiner eigenen, gleichfalls hungernden Artgenossen ermöglicht ist, die anderer Wirthe aber vollends vorenthalten ist, sehr schwer bis zur Blüthenbildung gelangt.

Dieses Ergebniss schien mir ziemlich in Uebereinstimmung zu stehen mit dem von Wettstein in der Monographie beschriebenen. Er sagt dort auf p. 27: „Die Pflanzen des Versuches B[1]), also die im wurzelfreien Boden kultivirten, waren winzig geblieben.

1) Die Kulturmethoden schildert Wettstein auf p. 25 der Monographie folgendermassen: „Zu diesem Zwecke wurden zu verschiedenen Zeiten gesammelte Samen einerseits in Trögen angebaut, welche im Freien standen und in die einige Monate früher Grassamenmischungen ausgesäet wurden (Kulturmethode A), andererseits in Erde, welche frei von Nährwurzeln war und gleichfalls im Freien stand (Kulturmethode B).

hatten aber dennoch bis zu zehn Paaren von Stengelblättern gebildet. Blüthen wurden nicht einmal angelegt. Das Wurzelsystem der Pflanzen des Versuches I A zeigte massenhaft Haustorien in Verbindung mit Gramineenwurzeln, die des Versuches I B zeigten nicht ein einziges Haustorium. Die letzteren blieben noch bis Ende Juni und Anfang Juli erhalten, ohne sich weiterhin wesentlich zu verändern, insbesondere kam es zu keiner Blüthe". Ich dachte jetzt die Divergenz der Versuchsergebnisse, welche ich l. c. p. 92 und folgende besprach, durch das doch wesentlich verschiedene Verhalten von *E. stricta* und *E. Rostkoviana*, bei solcher „Dichtsaatkultur ohne Wirth", geklärt. Wettstein brauchte nur eine zu schüttere Aussaat vorgenommen zu haben. Daraus konnte resultiren, dass die Pflänzchen seiner Kultur nur bis zu zehn Blätterpaare (meine stärkste Pflanze 20) gebildet und Blüthen nicht einmal angelegt hatten. War doch in meiner Kultur auch nur **ein** Pflänzchen bis zur Entfaltung einer Blüthe gediehen und hatten nur wenige, einige als Anlagen verkümmernde Blüthenknospen angelegt.

Diese Hoffnung auf einen Ausgleich der Differenzen unserer Kulturergebnisse wurde aber durch Wettstein zerstört. In seinen Bemerkungen[1]) zu meiner Abhandlung erklärt er, dass jene Kulturen, deren Ergebniss voranstehend auf p. 410 nach Wettstein citirt wurde, und die ebendort erwähnte Kulturmethode B darin bestanden haben, „dass jede Pflanze einzeln in einem Topfe gezogen wurde". Ja die Differenz vergrössert sich noch durch das von Wettstein in einer späteren kleineren Abhandlung[2]) Mitgetheilte. Darnach könnten bei *E. Rostkoviana* „auch ohne Parasitismus einzelne Exemplare zur Blüthe und Fruchtbildung gelangen", also auch jenes Verhalten eintreten, das ich für *Odontites Odontites* in der ersten Abhandlung, in dieser auch für *Euphrasia minima* nachgewiesen habe. Ich sehe von einer Kritik der Versuche, aus welchen Wettstein diesen Schluss zieht, ab, den Contrast zwischen unseren Erfahrungen mit *E. Rostkoviana* erweisen aber nicht nur die früher geschilderten Ergebnisse meiner „Dichtsaatkultur ohne Wirth", sondern auch der folgende Satz, den ich p. 122 meiner ersten Abhandlung aufgestellt habe und der lautet: „*Euphrasia* (*stricta* oder *E. Rostkoviana*) für sich als einzelnes Individuum

1) Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXI, H. 2, p. 203.

2) „Zur Kenntniss der Ernährungsverhältnisse von *Euphrasia*-Arten". (Aus „Oesterr. Botan. Zeitschrift", 1897, Nr. 9, p. 5.)

kultivirt, gelangt nicht über die Anlage des dritten oder vierten Blattpaares hinaus und geht frühzeitig ein".

Wenn ich die Ergebnisse meiner Versuche allein beachte[1]), so ergiebt sich für mich: *Euphrasia Rostkoviana* gehört rücksichtlich der Ausgeprägtheit des Parasitismus zu den vorgeschrittensten unter den Arten der Gattung. Es äussert sich dies in der besonderen Schwierigkeit, in einer Dichtsaatkultur ohne andersartigen Wirth eine blühende Pflanze zu erzielen; diese Schwierigkeit tritt hier weit mehr hervor als bei *E. stricta.* Je weniger das einzelne Individuum selbstthätig für seine Ernährung aufzukommen vermag, um so schwerer wird es ihm auch, im Falle der Beschränkung parasitischer Nahrungsaufnahme auf die allein zugänglichen Artgenossen, jene Nährmenge zu erlangen, die zu kümmerlicher Vollendung des Lebenslaufes genügt. In Beziehung mit dieser Ausgeprägtheit des Parasitismus scheint auch die so häufige Erscheinung der Chlorose zu stehen, die bei der beschriebenen Kulturmethode besonders bei den Pflänzchen der *E. Rostkoviana*, zum Theil auch an jenen von *E. stricta* beobachtet wurde.

In der Ausprägung des Parasitismus ist *E. Rostkoviana* somit ein Gegenstück zu der im vorigen Abschnitte geschilderten *E. minima.* An *E. Rostkoviana* schliesst sich abgestuft an *E. stricta.* Zwischen diese und die relativ selbstständig entwickelungsfähige *E. minima* dürfte sich *E. Salisburgensis* einreihen, die nach meinen, allerdings experimentell nicht genügend begründeten, Beobachtungen sich näher der *E. minima* anschliessen dürfte.

Alectorolophus.

Seit mehreren Jahren habe ich mich mit der Kultur dieser Rhinanthaceen-Gattung befasst; von den zahlreichen Versuchen sollen nur jene angeführt werden, die positive Resultate ergaben und Interesse beanspruchen. Eine tabellarische Uebersicht der Versuche soll uns zunächst unterrichten über:

1) Den Versuch mit *E. Rostkoviana* (auch die Einzelkultur derselben) werde ich selbstverständlich wiederholen, und sollten dadurch meine Anschauungen in irgend erheblicher Weise corrigirt werden, nicht ermangeln dies mitzutheilen.

I. Dauer der Keimfähigkeit. Keimungsbedingungen.

Art und Ursprungsort der Samen	Zeit der Aussaat; Art der Kultur, eventuell Zahl der ausgesäten Samen	Zeit der Keimung, eventuell Zahl der Keimlinge
I. *Alectorolophus*	1894er Same	
a) *Alectorolophus* (Scop) Sterneck, von Altlahn, Böhmen	2. III. 1895 Topfkultur auf *Festuca ovina*	5.—23. III. 1896, 8 Keimlinge
b) do.	8 Töpfe mit einzelnen Samen ohne Wirth.	5. III. 1896, 1 Keimling
c) do. von Seckau, Steiermark	Topfkultur, 60 Samen, ohne Wirth	5.—23. III. 1896, 5 Keimlinge
II. *Alectorolophus*	1895er Same	
a) *major* (Ehrh.) Rchb. Kranebitten bei Innsbruck	29. X. 1895 Einzelaussaat in 5 kleine Töpfe	16. II. 1896, 20. II. 1897, 7. III. 1897 } je ein Keimling
b) do.	Je 2 Samen in 5 kleine Töpfe	25. u. 28. II. 1897 je 1 Keimling
c) do.	Je 3 Samen in 5 kleine Töpfe	Ende Februar 1896, 1 Keimling, 18.—20. II. 1897 2 Keimlinge in einem Topf 18. II. 1897, 3 Keimlinge in einem Topf
d) do.	80 Samen in einen grossen Topf; keine Wirthspflanze	18. II. 1896, der erste Keimling, bis 4. III. 1896 10 vorhanden, **3. III. 1897, 32** Keimlinge
e) do.	Zahlreiche Samen zugleich mit jenen von *Avena flavescens*. Topfkultur	16.—23. II. 1896, 9 Keimlinge, 18. III.—26. III. 1897, über 20 Keimlinge
f) do.	40 Samen, daneben erst *Vicia sativa*, dann *Trifolium pratense*	15.—23. II. 1896, 12 Keimlinge, 3.—26. III. 1897, 10 Keimlinge
III. *Alectorolophus*	1895er Same	
a) *major* (Ehrh.) Rchb.	27. II. 1896 Mehrere Samen in einen kleinen Topf; keine Wirthspflanze	**10. IV. 1896,** 1 Keimling 18. II. 1897, 1 Keimling **10. III. 1898,** 1 Keimling
b) do.	In 5 kleine Töpfe je ein Same	10.—21. II. 1897, 4 Keimlinge; der Same im 5. Topf hat 1897 nicht gekeimt

Art und Ursprungsort der Samen	Zeit der Aussaat; Art der Kultur, eventuell Zahl der ausgesäten Samen	Zeit der Keimung, eventuell Zahl der Keimlinge
IV. *Alectorolophus ellipticus* Hauskn. Höttingergraben bei Innsbruck	1895er Same 27. II. 1896 Topfkultur, 36 Samen	3. III. 1897 8 Keimlinge
V. *Alectorolophus major* (Ehrh.) Rchb.	1896er Same 10. VIII. 1896 Freilandkultur auf verschiedenen Wirthspflanzen und in gesonderten Feldern	26. III. 1897 überall Keimlinge da
VI. *Alectorolophus angustifolius* Heynh. vom Mittelgebirge (Lans) ober Innsbruck	1896er Same 4. XI. 1896 Freilandkultur auf Roggen	Zwischen 1.—16. IV. 1897 do. 1898.

Versuchen wir es aus dieser tabellarischen Uebersicht der Kulturen einige allgemeine Folgerungen zu ziehen, so ergiebt sich etwa:

1. Die Keimungszeit für *Alectorolophus* ist für unsere Klimate bei Freilandkulturen zusammenfallend mit dem Frühlingsanfang (Ende März bis Mitte April); bei Topf-Kulturen, im Kalthaus oder an südseitigen Fenstern tritt sie etwa um Monatsfrist beschleunigt (von Mitte Februar bis Mitte März) ein.

2. Der Same bedarf zur Keimung eines längeren Liegens im Boden (winterliche Samenruhe).

   Der im Versuche I am 2. März 1895 angebaute 1894er Same keimte nicht mehr 1895, erst 1896 ergab er 14 Keimlinge. Der im Versuch III am 27. Februar 1896 angebaute, 1895 geerntete Same ergab 13 Keimlinge erst 1897; einen allerdings am 10. April 1896.

3. Die Samen bewahren ihre Keimfähigkeit mehrere Jahre. 1894ger Same, angebaut am 2. März 1895, keimte 1896, 1895er Same, angebaut am 29. October 1895, ergab Keimlinge 1896 und 1897 (Versuch II), 1895er Same, angebaut am 27. Februar 1896 (Versuche III und IV), keimte 1897, in Versuch III a auch 1898.

4. Samen, welche im Jahre der Reifung angebaut wurden, gehen zwar zum Theil schon im nächsten Jahre

auf, jedoch scheint die Mehrzahl erst im zweiten Jahre zu keimen.

Der Versuch II der Tabelle ergiebt dies. Der am 29. October 1895 angebaute 1895er Same ergab 1896 34, 1897 etwas über 71 Keimlinge. Insbesondere sei auf den Versuch IId hingewiesen, wo von 80 im October 1895 angebauten Samen 1896 zehn, 1897 hingegen 32 aufgingen. Der Rest von 38 Samen würde zum Theil wohl noch in den folgenden Jahren zur Keimung gelangt sein.

5. Auch einzeln in Töpfe ausgelegte Samen keimen (I b, IIa, IIIb); es ist also zur Keimung die Einwirkung irgend eines chemischen Reizes durch lebendes Gewebe sicher ausgeschlossen.

Hinzugefügt sei, dass zur Erlangung entwickelungsfähiger Keimpflanzen eine ziemlich starke Deckung der Samen nothwendig ist, die zum Abstreifen der Testa von den Kotyledonen und der Plumula benöthigt wird. In meinen Kulturen gingen unzählige Pflänzchen ein, weil ihnen letzteres nicht gelang. Wo sich auf der Erde der Töpfe aber spontan eine Moosdecke entwickelt hatte, hielt diese stets die Testa zurück — und die Keimlinge entfalteten sich üppig.

II. Einiges zur Charakteristik der Ernährungsverhältnisse.

Durch die Studien Koch's wissen wir, dass *Alectorolophus* ein obligater Parasit ist, dass ferner bei dichter Saat von *Alectorolophus*-Samen allein, ohne Wirthspflanzen, die aufgehenden *Alectorolophus*-Pflanzen sich gegenseitig parasitisch anfallen, und dass es dort, wo solche in grösserer Zahl zu einer Gruppe vereinigt sind, gelingt, dass sich eventuell ein Individuum dominirend entwickelt und zu einem blühenden Zwergpflänzchen wird.

Einzel-Kulturen wurden von Koch nicht gemacht. Soweit meine Erfahrungen mit solchen einzeln in Töpfen ohne Wirth gezogenen Pflanzen reichen, ist es für *Alectorolophus*-Arten kaum wahrscheinlich, dass bei vollständigem Ausschluss des Parasitismus, wie es nach meinen Versuchen für *Odontites Odontites* und für *Euphrasia minima* gilt, Pflanzen sich bis zur Blüthe entwickeln könnten. Vollkommen sicher ist dies für *Alectorolophus major;* völlig isolirte Keimlinge erhalten sich etwa $1^1/_2$ Monate, oder im besten Falle

einige Tage länger. Sie sind bald missfarbig, mehr minder chlorotisch, entwickeln vier klein bleibende Blattpaare und eventuell die Anlagen eines fünften, wobei die Internodien sehr gestaucht bleiben. Dann beginnen die Blätter von den Spitzen aus zu vertrocknen, und bald stirbt das ganze Pflänzchen ab. Eine solche Pflanze von *Alectorolophus major*, auf dem Höhepunkte ihrer Entwickelung, zeigt Fig. 5, Taf. VI. Mit dem stimmt überein, was nach Pitra[1]) Henslow sagt, „dass nach seinen Versuchen *Rhinanthus Crista Galli*, welcher isolirt wuchs, nur eine Länge von 1½ Zoll erreichen konnte, aber darauf vertrocknete."

Obgleich die Gattung *Alectorolophus* im Allgemeinen zu den parasitisch ausgeprägtesten grünen Rhinanthaceen zählen dürfte, so werden wohl auch bei ihr nach den Arten graduelle Verschiedenheiten vorhanden sein, so wie sie für die Arten von *Euphrasia* von mir nachgewiesen wurden. Meine Untersuchungen reichen hier aber nicht so weit, um positive Angaben machen zu können.

Von Interesse dürfte es aber sein, beiläufig das Maass an parasitischem Nahrungszuschuss kennen zu lernen, das *Alectorolophus* beansprucht. Ein instructives Beispiel in dieser Hinsicht ergab sich zufällig in meinen Kulturen. In dem Versuche IIIb, wo einzeln, ohne Wirth, in kleinen Töpfchen ausgelegte Samen zur Keimung gebracht wurden, waren in einem Töpfchen, als am 18. Februar 1897 der *Alectorolophus*-Keimling hervorbrach, neben demselben zwei kleine Pflänzchen von *Poa annua*, durch zufällige Samen-Aussaat von Nachbarkulturen her, aufgegangen. Ich beliess diese kleinen Graspflänzchen dem *Alectorolophus*, um zu sehen, wie weit er mit ihrer Hilfe zu gelangen vermag. Während in den drei Nachbartöpfen die *Alectorolophus*-Keimlinge zwischen Beginn und Mitte April abstarben, hatte jener neben den *Poa*-Pflänzchen am 15. April sich schon relativ kräftig entwickelt, er hatte nicht die gestauchten Internodien der ohne parasitischen Nahrungszuschuss sich entwickelnden Keimlinge (vergl. Fig. 5, Taf. VI) und stand schon in der Entwickelung des achten Laubblattpaares. Um dem Wurzelwerk eventuell mehr Raum zu bieten, wurde er sammt der *Poa* in einen grösseren Topf gesetzt, und in's Freie in den Garten, jedoch unter ein Glasdach gebracht. Am 6. Mai waren drei kräftige Blüthenknospen zu bemerken, und neun Blattpaare zu zählen. Die beiden Graspflänzchen nebenan schienen vom Beginn des Versuches

1) Botan. Zeitung 1861, p. 65.

an stationär zu bleiben. Am 13. Mai entfalteten sich zwei Blüthen. Das Pflänzchen wurde ausgestopft und sammt den beiden *Poa*-Pflänzchen conservirt; die Fig. 6, Taf. VI giebt eine Reproduction dieser Zwergpflanze von *Alectorolophus major* sammt dem Wirthe. Man sieht, dass ihre Blüthen relativ klein sind, gegenüber normalen, kräftigen Pflanzen. Eine solche Blüthe aus einer Graskultur im Freiland ist in Fig. 7, Taf. VI beigegeben. Während diese 21 mm Länge erreicht, zeigt die voll entfaltete der Zwergpflanze nur eine solche von 15 mm; auch fehlen der Zwergblüthe die braunen Flecken an den drei Lappen der Unterlippe, welche an den üppigeren Exemplaren der Freilandkulturen stets zu finden waren.

So klein diese, auf den beiden zwergigen *Poa annua*-Keimlingen erwachsene *Alectorolophus*-Pflanze auch ist, so muss man sich doch wundern, dass so schwache Wirthspflanzen so viel zu leisten vermochten; auch ist hervorzuheben, dass der Parasit ganz gesund aussah und vor allem sein Blattwerk keine Anzeichen von Chlorose verrieth.

Man wird nicht schliessen können, dass in den Würzelchen des annuellen Grases eine Speicherung plastischen Materials stattfindet; der Parasit wird also wohl ein Minimum von solchem dem Wirthe entnommen haben und scheint denselben wesentlich nur der rohen Nährstoffe zu berauben.

Diese kleine Kultur wird noch besser illustrirt durch eine gleichzeitig der Beobachtung unterworfen gewesene Dichtsaatkultur von *Alectorolophus major*, ohne beigegebenen, andersartigen Wirth. Es ist das der Versuch IId der Tabelle. Wie aus derselben ersichtlich ist, wurden am 29. October 1895 80 Samen in einem grossen Topfe ausgelegt. Von den 1896, zwischen 18. Februar bis 4. März, erstandenen 10 Keimlingen kam keiner zur Anlage von Blüthen. Von vieren, die in einer Gruppe zusammenstanden, war am 18. März schon ein Individuum abgestorben, bis zum 6. Mai war auch schon das letzte Pflänzchen der Kultur im Absterben, d. h. Abdorren begriffen, obwohl seine Kotyledonen noch bis zum 16. Juli lebten.

Im Jahre 1897 gingen in demselben Topfe 32 Keimlinge auf, von denen ein Theil ziemlich dicht beieinander stand. Am 26. März standen die stärksten dieser Pflanzen in der Entwickelung der Blätter des dritten Paares. Von da ab starben einzelne Individuen nach der Reihe ab. Am 6. Mai lebten nur mehr zwölf Pflänzchen, alle mehr oder minder chlorotisch, mit gelblich-grünem

Laube. Die stärkste Pflanze hatte neun lebende Blattpaare, eine angelegte Blüthenknospe und ca. 7 cm Höhe. Die Knospe entwickelte sich wohl weiter, zum Blühen kam das Pflänzchen aber nicht, da alle benachbart stehenden Exemplare bis 29. Mai abstarben. Noch war eine Gruppe von sechs Pflanzen am Leben; auch hier brachte es das stärkste Individuum zur Anlage einer Blüthenknospe, die es bis zur Länge von $3^1/_2$ mm entwickelte. Auch dieses Pflänzchen entfaltete die Blüthe nicht — alle waren bis 3. Juni abgestorben.

Diese Kultur bestätigt nur das von Koch für derartige Versuchsbedingungen bereits Ermittelte; wie das Missfärbigwerden der *Alectorolophus*-Pflanzen, das Hervortreten dominirender Individuen in den Gruppen und das kümmerlich eintretende Blühen jener, wenn die Gruppen an Individuen reich genug sind. Letzteres Resultat wäre augenscheinlich auch in meiner Kultur eingetreten, wenn einige Artgenossen mehr den beiden kräftigsten Pflänzchen zu Gebote gestanden wären.

Gegenüber der früheren Kultur, wo sich eine *Alectorolophus*-Pflanze, genährt von zwei schwachen Keimpflanzen der *Poa annua*, doch gut doppelt so kräftig zu entwickeln vermochte, als die dominirenden Pflänzchen in den Dichtsaat-Kulturen, zeigt sich aber sehr deutlich die hohe Bedeutung, welche eine selbstständig sich ernährende Pflanze für den Parasiten hat. Ein Dutzend Keimlinge von *Alectorolophus*, nebeneinander aufgehend, genügen kaum um einen derselben unter Ausnutzung der anderen bis zur Blüthenbildung zu bringen. Ein Paar Graskeimlinge mit sechs bis sieben schmalen, 5—6 cm langen Blättern hingegen erzielen als Wirth, dass sich ein *Alectorolophus*-Keimling zu einer relativ bedeutend kräftigeren, blühenden Pflanze zu entfalten vermag.

Die Ergebnisse dieses Abschnittes fassen wir folgend zusammen:

1. Einzeln für sich kultivirte Pflanzen von *Alectorolophus* scheinen nie zum Blühen zu kommen; sie bleiben zwergig, entwickeln drei bis fünf Blätterpaare unter Stauchung der Internodien und werden bald missfärbig, mehr oder minder chlorotisch. Sie gehen ca. $1^1/_2$ Monate nach der Keimung ein.
2. Die Gattung *Alectorolophus* muss zu Folge dieser, bei Ausschluss parasitischer Ernährung eng begrenzten Entwickelungsfähigkeit des Individuums den rücksichtlich des Parasitismus ausgeprägteren

unter den schmarotzenden grünen Rhinanthaceen beigezählt werden.

3. Die Dichtsaatkulturen ohne Wirth führten zu einer vollen Bestätigung der von Koch mit *Alectorolophus minor* durch solche Kulturen nachgewiesenen Thatsachen.

4. Während in solchen Dichtsaatkulturen erst auf Kosten vieler Artgenossen ein *Alectorolophus*-Pflänzchen in kümmerlicher Weise zur Bildung und Entfaltung einer Blüthe gelangt, vermag schon die Beigabe einzelner schwacher Pflänzchen (zwei Keimpflänzchen von *Poa annua*) sich selbstständig ernährenden Gewächse eine *Alectorolophus*-Pflanze soweit zu fördern, dass sie zu einer gesunden, normal grünen und einige Blüthen entfaltenden, wenn auch immerhin etwas verzwergten Pflanze heranwächst. Es deutet dies darauf hin, dass der Parasit der Wirthspflanze plastisches Material nur in minimaler Menge entzieht, hingegen sie in erster Linie als Quelle für die rohen Nährstoffe ausbeutet.

III. Einiges über die Wirthspflanzen.

Die Haustorien von *Alectorolophus* werden, wie schon lange bekannt[1]), sowohl an Wurzeln der Monokotylen als jenen der Dikotylen angetroffen. Wenn demnach auch erwiesen ist, dass zur Ernährung monokotyle wie dikotyle Pflanzen herangezogen werden können, so bezeichnet Koch[2]) doch die ersteren als diejenigen, welche für die Ernährung fast ausschliesslich in Betracht kommen. Mit Rücksicht auf die Standortsverhältnisse der *Alectorolophus*-Arten wird dies meistentheils zutreffen; hinsichtlich ihrer Leistungsfähigkeit als Wirthe dürften aber die Dikotylen zur Ernährung der Klappertopfarten ebenso geeignet sein, wie dies im Vorausgehenden eingehend rücksichtlich der Euphrasien gezeigt

1) Vergl. z. B. Pitra „Ueber die Anheftungsweise einiger phanerogamen Parasiten an ihre Nährpflanzen". Botan. Zeitung 1861. Solms-Laubach „Ueber den Bau und die Entwickelung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen". Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. VI.

2) Zur Entwickelungsgeschichte der Rhinanthaceen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XX, 1889, p. 33.



wurde. Sehr wahrscheinlich wird auch bei *Alectorolophus* in der Natur sehr häufig der Fall eintreten, dass seine Wurzeln gleichzeitig auf Wurzeln mehrerer und systematisch weit entfernter Wirthe ihre Haustorien befestigt haben.

Durch Kulturergebnisse kann ich die Leistungsfähigkeit der Dikotylen als Wirthe nicht belegen; im Gegentheil, auf der einzigen, diesbezüglich verwendeten dikotylen Pflanze gelang die Aufzucht von *Alectorolophus* nicht und meine oben geäusserte Anschauung würde deshalb immerhin einiger experimenteller Prüfung bedürfen.

Meine Versuche erwiesen, dass die verschiedenen verwendeten Gräser zwar alle als Wirthe dienen und den *Alectorolophus* ernähren können, dass aber, aus später zu erörternden Gründen, doch die einen sein Fortkommen in höherem Maasse begünstigen und sichern. Die Kulturen waren zum geringeren Theil Topf-, überwiegend Freilandkulturen.

Bezüglich der Topfkulturen ist allgemein hervorzuheben, dass dieselben nicht besonders empfehlenswerth sind; man wird, so ausser bei Verwendung sehr grosser Geschirre, immer relativ schwache Pflanzen und in beschränkter Zahl erziehen. Erzogen wurde so:

1. *Alectorolophus Alectorolophus* (Scop.) Sterneck auf *Festuca ovina*.

Erster Keimling 5. März. Die Mehrzahl der Pflanzen wurde durch Schnecken vertilgt. Zwei gelangten zur Blüthe am 2. Juni. Beide Pflanzen blieben unverzweigt, die stärkere entfaltete fünf Blüthen.

2. *Alectorolophus major* (Ehrh.) Rchb. auf *Avena flavescens*.

Keimung zwischen 18.—26. März. 6. Mai. Es leben 20 Pflanzen von recht verschiedener Grösse. Die stärksten Exemplare mit neun, die schwächsten mit sechs Blattpaaren. Keine Pflanze ist chlorotisch. 19. Mai. Die stärkste Pflanze blüht. 26. Mai. Die Kultur wird ausgestopft; sie enthält acht blühende Pflanzen, deren stärkste fünf Blüthen besitzt. Die schwächeren Exemplare sind zwergig, mit nur einer Blüthe und einer Blüthenknospe. Die noch nicht blühenden Pflanzen sehen alle gesund aus und würden wahrscheinlich später zur Blüthe gelangt sein. Haustorien sehr zahlreich an den, einen dichten Filz bildenden Wurzeln der *Avena*. Diese selbst hat nur fünf spärlich blühende Halme entwickelt.

3. Der Versuch, *Alectorolophus major* auf *Trifolium pratense* zu erziehen, misslang.

Ursprünglich war bei diesem Versuche (Tabelle II f) *Vicia sativa* als Wirthspflanze des *Alectorolophus* in Aussicht genommen. Da aber die Vicien sehr schlecht standen und im Absterben waren, als bis 23. Februar 1896 zwölf Keimlinge des Parasiten aufgegangen waren, wurde am 17. März *Trifolium*-Samen als Ersatz hinzugesät. Zwar keimte derselbe zum Theil schon am 23. März, doch waren bis 1. April schon

alle *Alectorolophus*-Keimlinge eingegangen. *Trifolium* für sich gedieh dann üppig im Topfe; es wurde im Herbste zurückgeschnitten und die Kultur im Kalthaus überwintert. Bis 10. März 1897 erschienen zehn *Alectorolophus*-Keimlinge; sie sahen alle etwas schwächlich aus und hatten überverlängertes Hypokotyl. Bis 6. Mai gingen alle ein, wie mir scheint, erdrückt durch das zu üppig gediehene *Trifolium*. Auch die Freilandversuche werden von einem ähnlichen Ergebniss zu berichten haben.

Freilandkulturen.

Auf acht Versuchsfeldern, von je 0,27 qm Fläche, wurden am 20. Juni 1896 zunächst folgende Wirthspflanzen (jede einzelne auf einer Versuchsparcelle) angebaut: 1. *Poa pratensis* L., 2. *Trifolium pratense* L. 3. *Avena flavescens* L. (Saatgut unrein, ging vorwiegend *Dactylis glomerata* auf), 4. *Poa pratensis* A., 5. *Arrhenatherum elatius* Pal., 6. *Agrostis vulgaris* With., 7. *Alopecurus pratensis* L., 8. *Agrostis capillaris* (?)[1]).

Am 10. August desselben Jahres wurden zwischen die aufgegangenen Wirthspflanzen die vor kurzem geernteten Samen von *Alectorolophus major* dazugesäet. Auf allen Parcellen konnten am 26. März 1897 Keimlinge festgestellt werden. Zur Blüthe kam der Parasit auf allen Feldern mit Ausnahme des ersten und zweiten. Das *Trifolium* hat zunächst die Keimlinge überwuchert und schädigte sie dadurch; überdies bot es den Schnecken einen gern aufgesuchten Unterschlupf, und diese vertilgten sowohl die, randständig am *Trifolium*-Beet noch bis 5. Mai gestandenen *Alectorolophus*-Pflanzen, als auch jene, welche, in nicht zu grosser Zahl, im Versuchsfeld eins aufgegangen waren. Die Schnecken stellen den *Alectorolophus*-Pflanzen sehr nach und hausen insbesondere zwischen Keimlingen mörderisch, so dass es oft schwer fällt, eine Kultur zu retten. Auch Klebahn[2]) theilt eine übereinstimmende Erfahrung mit.

Von den übrigen Kulturen hebe ich zunächst drei und fünf hervor. In drei war anstatt *Avena flavescens* hauptsächlich *Dactylis glomerata* hoch, dicht und üppig stehend aufgegangen. Dieses Gras, wie das ebenfalls sehr hochwüchsige *Arrhenatherum* in fünf, erdrückten die im Innern der Parcellen vorhandenen Klappertopf-Keimlinge, nur randständige Pflanzen vermochten sich zu schwächlichen, blühenden Pflanzen zu entfalten.

1) Wurde unter der Bezeichnung ohne Autor-Angabe bezogen, war wahrscheinlich nur *Agrostis vulgaris With.*

2) Kulturversuche mit heteröcischen Rostpilzen (Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten, V. Bd., p. 258).

Kräftiger gedieh der *Alectorolophus* in den Feldern vier, sechs, sieben und acht. Am reichsten und kräftigsten stand er zwischen *Alopecurus pratensis.* Hier war das Gras weniger dicht, vor Allem wirkten die Halme wenig schattend. Zwischen den beiden *Agrostis* gedieh er auch recht gut. Das zwar dichte, aber nicht hohe Graswerk vermochte er noch zu vertragen; doch die kräftigsten, sich verzweigenden Pflanzen standen hier schon wieder am Rande der Versuchsfelder.

Alles in allem können wir sagen: Dichte, hochwüchsige Gräser oder ebenso beschaffene andere Wirthspflanzen, wie Wiesenklee im zweiten Jahre, erdrücken die Pflänzchen des *Alectorolophus*, der sich ebenso lichtbedürftig erweist als die *Euphrasia*-Arten[1]). Solche Pflanzen werden nur bei sehr lockerem Stande, oder auf sterilem Boden, oder am Rande der geschlossenen Bestände dem *Alectorolophus* das Aufkommen gestatten. Je zarter das Graswerk, je weniger sich Halme und Blätter über den Boden erheben und schatten, um so leichter wird den Ansprüchen des *Alectorolophus* auch bei dichtem Bestande des Wirthes entsprochen werden. Bei Berücksichtigung dieser Thatsachen wird sich daher eine Bevorzugung gewisser Gräser und bestimmter anderer Pflanzen seitens des *Alectorolophus* feststellen lassen.

IV. Schädigung der Wirthspflanzen. Bekämpfung des Parasiten.

„Der Klapf frisst das Brot aus dem Ofen heraus".

(Bauernspruch aus der Meraner Gegend.)

Das im voranstehenden Abschnitte behandelte grosse Lichtbedürfniss der *Alectorolophus*-Arten liess zu dem Schlusse gelangen, dass sich dieselben auf gut bestellten Wiesen, mit hochwüchsigen Gräsern gar nicht entwickeln können. Selbst auf sorgfältig gepflegten Wiesen, deren Bestand zartere, niederer bleibende Gras-

1) Das hohe Lichtbedürfniss der *Alectorolophus*-Arten findet sich auch bei Stebler und Schröter (Beiträge zur Kenntniss der Matten und Weiden der Schweiz, IX. Die wichtigsten Unkräuter der Futterwiesen und ihre Bekämpfung, im V. Band des Landwirthschaftlichen Jahrbuches der Schweiz) betont. P. 194 heisst es dort: „Auf gut gepflegten, düngerkräftigen Wiesen kann der Klappertopf unter der Beschattung der übrigen Pflanzen nicht aufkommen; man kann ihm also durch gute Düngung entgegenarbeiten."

arten bilden, wird er sich nur allmählich in grösserer Menge einnisten. In den meisten Fällen wird ein massiges Auftreten erst nach und nach eintreten, wenn der *Alectorolophus* sich sein Feld gewissermassen siegreich erobert hat. Dazu können Zufälligkeiten führen, wie z. B. ein starkes Auftreten von Engerlingen, das den Graswuchs der Wiese lockert, oder die nahe Häufung von Auswurfshügeln durch den Maulwurf; beides führt zu einem unterbrochenen, lichten Graswuchs, zwischen dem der *Alectorolophus* nun die günstigen Bedingungen findet, sich zu entfalten. Tritt nun massige Samenproduction ein, so erschöpfen die Parasiten das zwischenliegende Gras- und Pflanzenwerk in einer Weise, dass selbes zwar nicht zu Grunde geht, aber unterständig erhalten wird und dadurch dem *Alectorolophus* die Vorherrschaft gesichert ist. An solchen Stellen, die oft mehrere Quadratmeter bedecken, treffen wir im April, Mai ein Meer von *Alectorolophus*-Pflanzen in Blüthe [1]). Besuchen wir aber diese Orte zur Zeit der Heumahd, zwischen 1.—15. Juli (es handelt sich um schlechtere Wiesen, die nur zweimal gemäht werden), so finden wir in den hohen Wiesen mit ihren bräunlichem, nahe samenreifen, dichten Halmbestand, scheinbar vertiefte, muldenartige Partien. Auf diesen stehen die nun schon vertrocknenden Stengel von *Alectorolophus*, mit ihren bei Berührung rauschenden Kelchen und den ausgereiften Kapseln, die ihre in grosser Menge erzeugten Samen schon entleert haben, oder sie entleeren, wenn der Wind über die Gefilde zieht oder die Sense des Mähers dazwischen fährt.

Diese muldenartigen, scheinbaren Vertiefungen in der Grasflur kommen dadurch zu Stande, dass die Gräser an diesen Orten unter der Einwirkung des Klappertopfes nicht, oder nur zu sehr spärlicher Bildung fruchtender Halme kommen. Anstatt des dichten Halmgewirres der der Samenreife nahen Grasflur, wie sie anstehend herrscht, findet die Sense dort fast nichts als die vertrockneten, dürren *Alectorolophus*-Pflanzen. Diese haben aber eigentlich nur Strohwerth [2]) denn die an Nährstoffen reichen

1) Eine ähnliche Angabe bei Stebler und Schröter, l. c., p. 193, über *Rhinanthus minor:* „oft heerdenweise auftretend als ob man ihn scheffelweise ausgesät hätte."

2) Stebler und Schröter sagen l. c., p. 194: „Den Hauptschaden aber richtet sie (die Chlaffe) an, indem sie die übrigen Wiesenpflanzen durch ihr Schmarotzen beeinträchtigt oder zum Absterben bringt. Wo sie massenhaft auftritt, bleibt das Gras deshalb klein und der Ertrag ist gering." Ebendort findet sich auch nachstehendes Citat: „Zur Blüthezeit geschnitten, ist die Chlaffe nach meinen Erfahrungen

Samen werden ja verstreut, und Dank dessen schiesst im nächsten Jahre der *Alectorolophus* wieder kräftig empor, die Grenzen des von ihm besiedelten Gebietes stetig erweiternd und immer mehr in den guten Wiesenbestand vordringend. Bei guter Wiesenwirthschaft wird wohl dem Ueberhandnehmen der Parasiten entgegengetreten. Hier, in der Umgebung von Innsbruck, habe ich nicht bemerkt, dass man auf Wiesen etwas gegen ihn unternimmt. Und doch belehrten mich die Wanderungen durch solche Wiesen, um die Zeit der Sonnenwende bis Mitte Juli, dass durch die oft mächtigen und gehäuft vorkommenden *Alectorolophus*-Bestände ein bedeutender und jedenfalls nicht zu missachtender Futterentgang stattfinden müsse.

Dass aber die abträgliche Wirkung der *Alectorolophus*-Arten wenigstens dort, wo es sich um ein edleres Gewächs, um das Getreide (wohl hauptsächlich Roggen), handelt, von den Bauern nicht verkannt wird, beweist mir der Spruch, den ich diesem Abschnitte als Motto vorgesetzt habe. „Der Klapf frisst das Brot aus dem Ofen heraus“, sagen, wie mir stud. med. Hellriegel gelegentlich einer Excursion mittheilte, die Bauern in der Meraner Gegend[1]). Und der Bauer, insbesondere in den Gebirgsgegenden, welcher mit den Naturgewalten oft einen harten Kampf um den Ertrag seines Bodens kämpft, ist im Allgemeinen ein sehr guter und zuverlässiger Beobachter. Auch hat mir mein Schüler stud. phil. Fritz Stolz erzählt, dass die Bauern im Mittelgebirge (Sistrans) bei Innsbruck, sich angelegen sein lassen, den *Alectorolophus* durch Ausreissen aus den Roggenfeldern zu entfernen. Wo auf magerem Boden, wie er im Gebirge häufig, der Roggen nicht zu hoch und mehr schütter aufgeht, da findet der *Alectorolophus* wohl die Bedingungen des Gedeihens und um so besser, je günstiger sich die Beleuchtungsverhältnisse gestalten. Uebrigens wird auch die Vernichtung des Klappertopfes in den Lehrbüchern über Getreidebau empfohlen[2]).

---

ein vornehm melkes Futter; dermalen aber die guten Kräuter erst später zur Reife gelangen, steht sie ab und hat keinen Nährwerth mehr; sie findet sich fast ohne Ausnahme im Krippenausraum“ (Sulser).

1) Eine andere Bauernregel, welche die abträgliche Wirkung des Klappertopfes auf den Graswuchs ausdrückt, theilen Stebler und Schröter l. c., p. 194 mit, „wenn die Chlaffe vorherrsche, gebe es kein Heu“.

2) So „Ausreissen vor der Blüthe“ in Werner und Körnicke „Der Getreidebau“; „Jäten des Getreides“ in Novacki „Anleitung zum Getreidebau“.

Um ein Urtheil zu gewinnen, wie weit die Schädigung, die der *Alectorolophus* bringt, eigentlich reiche, wurde folgender Versuch eingeleitet. Zwei gleiche Flächen (2,25 qm) wurden im Herbste 1896 mit Roggen (je 51 g Saatgut) bestellt und auf eine derselben reichlich *Alectorolophus* dasugesäet. Der Versuch misslang aber aus zwei Gründen. Erstens wurde durch ein Versehen des Gärtners statt des frühblühenden und reifenden *Alectorolophus major* der spätblühende *A. angustifolius* ausgesäet, dessen Hauptentwickelung und stärkste Inanspruchnahme der Wirthe in eine Zeit fällt, wo der Roggen schon die Reife erlangt. Zweitens hätten weitgehende Vorsichtsmassregeln gegen das Eindringen der Vögel, und vor Allem der Sperlinge ergriffen werden müssen, wenn anders der Vergleich der Ernteerträge ein brauchbarer hätte sein sollen.

Früher wurde gezeigt, dass zwei Keimpflänzchen von *Poa annua* genügten, um als Wirthe eine gesunde, wenn auch zwergige Pflanze des *Alectorolophus major* heranwachsen zu lassen. Betont wurde allerdings, dass die beiden Wirthspflänzchen keine Weiterentwickelung zeigten und auf derselben Stufe verharrten, welche sie schon erreicht hatten, als der *Alectorolophus* keimte. Die sonst sehr raschwüchsige und bald ihre fruchtenden Hälmchen treibende *Poa annua* kam nicht zur Bildung eines fruchtenden Halmes. Der Einfluss, welchen *Alectorolophus* auf die Wiesengräser ausübt, ist unseren Beobachtungen zufolge ein gleicher; er schwächt dieselben so, dass sie keine Halme bilden und zu keinem Samenertrag kommen.

Aehnliches, zum Mindesten eine bedeutende Schwächung nach dieser Richtung, ergab die Topfkultur des *Alectorolophus major* auf *Avena flavescens* (vgl. p. 420) und bei der Kultur der *Odontites Odontites* auf *Festuca ovina* wurde (1. Abhandlung, p. 113) ebenfalls hervorgehoben, dass das Gras nicht zum Blühen kam, und dass von demselben Parasiten ergriffene Keimpflänzchen von *Trifolium* sich merkbar in der Grösse der gebildeten Blättchen beeinflusst zeigten[1]).

Die Orientirung über das Wichstigste aus der landwirthschaftlichen Literatur, betreffend die parasitischen Rhinanthaceen, verdanke ich zum grössten Theil der freundlichen Unterstützung des Herrn Dr. C. Schellenberg in Zürich.

1) Die Schädigung, welche *Euphrasia* den Wirthen beibringt, halte ich für gering. Wohl wird sie bemerkbar, wo eine einzelne Pflanze einem kräftigen oder gar mehreren solchen Individuen von *Euphrasia* als Substrat dient, und wurde auf einen solchen Fall p. 396 hingewiesen. Hingegen erscheint es mir, nach meinen durch die mit-

Wenn auch in einem späteren Abschnitte gezeigt werden soll, dass diese Parasiten eine rege Assimilationsthätigkeit entfalten und wesentlich nur die rohen Nährstoffe von ihren Wirthen beanspruchen, so zeigt sich doch, dass auch der Raub der rohen Nährstoffe für die Wirthspflanzen selbst recht empfindlich ist. Diese Wirkung wird besonders dort hervortreten, wo die junge Keimpflanze vom Parasiten in Anspruch genommen und dadurch gleich anfänglich in ihrer Entwickelung eingeengt wird. Auch ist zu berücksichtigen, dass viele der ergriffenen Wurzeln zum Absterben gebracht werden und dass eine gelegentliche Aufnahme auch plastischen Materials sehr wahrscheinlich ist. Die Thatsache, dass wenigstens bei den annuellen dieser Parasiten nie Kohlehydrate in den Haustorien gefunden werden [1], spricht gegen eine irgend bedeutendere Entnahme solcher; hingegen dürften schon assimilirte Eiweisssubstanzen gelegentlich mit aufgenommen werden, wofür die vorübergehende Speicherung solcher Stoffe in geformtem Zustande [2], in Parenchym der Haustorien spricht.

Man war bis in die jüngste Zeit geneigt, den schädigenden Einfluss der parasitischen Rhinanthaceen recht gering anzuschlagen. So äusserte sich Frank [3], dass so wie für *Lathraea* auch für die Santalaceen und Rhinanthaceen (*Melampyrum*, *Rhinanthus*, *Euphrasia*, *Pedicularis*) „ein bestimmter schädlicher Einfluss auf die Wirthspflanzen nicht nachgewiesen sei". Auch ein der jüngsten Zeit angehöriges Werk, „Die Lehre vom Pflanzenbau auf physiologischer Grundlage" von Fr. Schindler [4], spricht sich dahin aus, dass die *Rhinanthus*-Arten und *Melampyrum arvense* die Kulturpflanzen und besonders die Getreidearten angreifen, „ohne jedoch sehr erheblichen Schaden anzurichten". Als etwas weniger harmlos sah diese Parasiten Harz [5]) an. Er nennt

getheilten Kulturversuche gewonnenen Erfahrungen, nicht wahrscheinlich, dass die, von Wettstein (Monographie, p. 293) in einer Wiese, auf der 1893 Euphrasien kultivirt wurden, im folgenden Jahre bemerkten, relativ kahlen Flecke, als Folge des schädigenden Einflusses der Euphrasien aufzufassen seien.

1) Koch, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XX, p. 20. Pitra sagt l. c., p. 66: „Die Saugwarze von *Pedicularis comosa* hat noch das Eigenthümliche, dass im Parenchym des Rindentheiles, ebenso in der knolligen Wurzel dieser Pflanze, viel Stärkekörner eingelagert sind."

2) Koch, l. c., p. 24.

3) Krankheiten der Pflanzen, Breslau 1880, p. 659.

4) Carl Fromme, Wien 1896, p. 289.

5) Landwirthschaftliche Samenkunde, Berlin, Paul Parey, 1885.

dieselben „meist gefährliche oder doch lästige Parasiten unserer Kulturpflanzen“, „lästige Feinde landwirthschaftlicher Pflanzen, namentlich der Getreidearten und Wiesengräser“.

Dringlicher wird der schädigende Einfluss der Klappertopfarten erst von Stebler und Schröter[1]) hervorgehoben und ich verweise auf das bezügliche, schon p. 423 gebrachte Citat. In einer jüngsten Arbeit von Dr. F. G. Stebler[2]) wird besonders auf *Rhinanthus minor* Ehrh. hingewiesen. „Er ist gemein auf Riedwiesen und tritt in solcher Menge auf, dass der Ertrag wesentlich beeinträchtigt wird“. Am gleichen Orte wird auch auf den grossen Schaden aufmerksam gemacht, den *Pedicularis palustris* auf Riedwiesen verursacht. Auch K. Persecke[3]) anerkennt, ja übertreibt die Schädlichkeit des *Alectorolophus*, wenn er sagt: „Wo dieser Halbschmarotzer angetroffen wird, kann auch kein Klee und Gras aufkommen“.

Als Bekämpfungsmittel wurde im Wesen allgemein jenes empfohlen, das Danger[4]) für die Unkräuter im Allgemeinen als das sicherste Vertilgungsmittel empfahl, „die Verhinderung der Samenproduction durch Zerstörung der Blüthen“. So findet sich in der „Deutschen landwirthschaftlichen Presse[5]) ein Artikel, der von der Bekämpfung des Wachtelweizens handelt und der das Mähen vor der Blüthe, um das Samentragen zu verhindern, und die Verwendung grosser Sorgfalt auf ein reines Saatgut empfiehlt. Bezüglich des *Alectorolophus* sagen Stebler und Schröter[6]) „Da die Pflanze einjährig ist und jedes Jahr aus Samen neu aufgehen muss, so kann ihrer Verbreitung durch Verhinderung der Besamung entgegengetreten werden. Es geschieht dies durch frühzeitiges Abmähen oder noch besser durch Abweiden der Wiesen im Frühjahr (besonders durch Schafpferch), bevor der Same reif ist“. Für *Alectorolophus* und *Euphrasia* wird ebendort, in Erkenntniss des Lichtbedürfnisses dieser Parasiten, gerathen, gut zu düngen, um durch kräftigen Wuchs der Wiesenpflanzen die Unterdrückung der Schmarotzer zu erzielen. Ueberdies „Da namentlich

---

1) „Die wichtigsten Unkräuter der Futterwiesen und ihre Bekämpfung.“ Landwirthschaftl. Jahrbuch der Schweiz, Bern 1891, V. Bd.

2) „Die besten Streuepflanzen“, Bern 1898, p. 115.

3) K. Persecke „Anleitung zur Bekämpfung des Unkrautes“, Berlin 1896, p. 40.

4) „Unkräuter und pflanzliche Schmarotzer“, Hannover 1887, p. 145.

5) 1884, Nr. 41.

6) l. c., p. 194 und 195.

der kleine Klappertopf feuchten Boden verlangt, kann er durch Entwässerung bekämpft werden". Auch Persecke[1]) empfiehlt „zeitiges Abmähen, oder wiederholtes Abweiden vor der Blüthe". Wenn er weiter sagt: „Beim massenhaften Auftreten wird dagegen nichts anderes übrig bleiben als die Wiese umzubrechen und neu anzulegen", so scheint dies wohl zu weit gegangen und in einfacheren Mitteln Abhilfe noch geboten zu sein.

Die angeführten Bekämpfungsmittel, wie Auswahl eines reinen Saatgutes, gute Düngung, um durch Stärkung der Futterpflanzen die Erdrückung der Parasiten herbeizuführen, eventuell Entwässerung, vor allem aber Verhinderung der Samenproduction durch Vertilgung der noch blühenden Pflanzen, sind in der That die besten, um den als Parasiten eventuell gefährlicher werdenden Rhinanthaceen, wie *Melampyrum arvense* und den *Alectorolophus*-Arten entgegenzutreten[2]). Dabei wäre mit Rücksicht auf die festgestellte Erhaltung der Keimfähigkeit der Samen durch mehrere Jahre, der zu Folge Samen, welche in einem Jahre reiften, nur zum Theil im ersten, zum grösseren Theile im zweiten, aber auch noch in den folgenden Jahren keimen, noch darauf hinzuweisen, dass die durch *Alectorolophus*-Bestände geschädigten Stellen einer Wiese durch Jahre hindurch in geeigneter Weise zur Blüthezeit zu vertilgen sind, wenn wirklich eine Ausmerzung derselben erzielt werden soll.

Odontites serotina Lam., verglichen mit *O. verna* Bellardi.

Nach Wettstein[3]) haben sich mehrfach je zwei Pflanzenarten aus einer Stammform abgespalten, indem sie sich in eine frühblühende und eine spätblühende differenzirten, die ausser durch die Blüthezeit auch durch wesentliche morphologische Eigenthümlichkeiten verschieden sind, während andererseits wieder vielfache morphologische Uebereinstimmung auf sehr nahe Verwandtschaft hinweist.

1) l. c.

2) Für die Bekämpfung der mehrjährigen *Pedicularis palustris* sind zum Theil besondere Massregeln nothwendig. Man vergleiche diesfalls: Dr. F. G. Stebler „Die besten Streuepflanzen", Bern 1898.

3) Der Saison-Dimorphismus als Ausgangspunkt für die Bildung neuer Arten im Pflanzenreiche. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XIII, 1895, p. 303.

Fälle von solchem „Saison-Dimorphismus“ wurden zunächst für die Sect. *Endotricha* der Gattung *Gentiana*[1]), später für die Gattungen *Euphrasia*[2]), *Alectorolophus*[3]) und *Odontites*[4]) namhaft gemacht. In meiner ersten Abhandlung wurde als wesentlich benützte Versuchspflanze *Odontites Odontites* Wettst.[5]) = *Euphrasia Odontites* Linné, vielfach besprochen. Schon Wettstein[6]) hatte der Vermuthung Ausdruck gegeben, dass *Odontites serotina* Lam. einem saison-dimorphen Artenpaar angehöre und in der citirten Arbeit Hoffmann's wird genauer ausgeführt, dass die Art *Odontites Odontites* (L.) Wettst. fünf Unterarten umfasse: *O. litoralis*, *O. verna*, *O. serotina*, *O. canescens*, *O. Sicula*, von denen *O. verna* und *O. serotina* durch Spaltung entstandene, saison-dimorphe Arten seien.

Wer *Odontites verna* Bellardi und *Odontites serotina* Lam. in der Natur beobachtet oder, noch besser, kultivirt hat, wird kaum zweifeln, dass dies in der That verschiedene Arten sind, welche zunächst durch die in der Artbezeichnung ausgedrückte Frühblüthigkeit einerseits, die Spätblüthigkeit andererseits, scharf gesondert erscheinen.

Die Versuchspflanzen, welche in meiner ersten Abhandlung als *Odontites Odontites* (L.) Wettst. bezeichnet wurden, gehörten, nach der nunmehrigen Hoffmann'schen Bezeichnung, der Unterart *O. verna* Bellardi an. Es interessirte mich zum Vergleich auch die spätblüthige *O. serotina* in Kultur zu nehmen, erstlich rücksichtlich der Frage, ob zwischen den saison-dimorphen Arten ein Unterschied in der Keimungszeit besteht, zweitens wie, bei allfälliger gleicher Keimungszeit, die Wachsthumsverhältnisse der *O. serotina* sich gestalten.

Am Beginn des October 1896 zu Hartberg in Steiermark gesammelte Samen der *O. serotina* wurden am 11. November 1896 in drei grösseren Töpfen angebaut. In den Topf I kamen ca. 100 Samen des Parasiten gleichzeitig mit jenen von *Poa nemoralis*,

---

1) l. c. und Oesterr. botan. Zeitschrift 1892, p. 195.

2) l. c. und Monographie der Gattung *Euphrasia*, Leipzig, 1896.

3) l. c. und Sterneck „Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Alectorolophus*“, in Oesterr. botan. Zeitschrift, XLV. Bd., 1895.

4) Hoffmann, Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Odontites*, XLVII. Bd. der Oesterr. botan. Zeitschrift, 1897.

5) In Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, IV, 3 b, p. 102 (1892).

6) Der Saison-Dimorphismus etc. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XIII.

welche als Wirthspflanze erwählt wurde. Im Topfe II wurden ca. 100 Samen der *O. serotina* ohne Zugabe eines Wirthes ausgesäet, im Topfe III endlich wieder *Poa nemoralis*, aber nur 20 Samen des Parasiten.

Zum Vergleich wurde in einem vierten Topfe *O. verna* (Samen aus der Innsbrucker Umgebung ex 1895) am 30. December 1896 in Dichtsaat ohne Wirth angebaut.

Die Resultate dieser Kulturen seien nun in knapper Weise geschildert:

I. Keimungszeit.

Bei *Odontites serotina* (die Kulturen standen an einem Ostfenster im botanischen Institute) wurden die ersten Keimlinge am 28. Februar 1897 bemerkt. Bis 7. April waren im Topfe I 43, im Topfe II 54, im Topfe III 3 Pflänzchen da. Während in den beiden ersten Töpfen später nur noch wenig Samen keimten, (allerdings in II noch am 16. Mai ein Keimling beobachtet wurde, der eben seine Kotyledonen entfaltet hatte), war im Topfe III die Zahl der Pflänzchen am 6. Mai auf sechs, am 15. Mai auf neun angewachsen. Ein Keimling war an diesem Tage eben im Abstreifen der Testa begriffen.

In der Kultur mit *O. verna*, diese stand an einem Südfenster, wurden die ersten Keimlinge vier Tage früher, am 24. Februar, beobachtet, am 3. März zählte ich zwölf Pflänzchen, am 1. März 30[1]).

Man sieht also: der Keimungsbeginn und die Zeit, wo die meisten Keimpflänzchen aufgehen, fällt für die beiden Arten *O. verna* und *O. serotina* zusammen. Höchstens ist bei *O. serotina* eine auf relativ noch wenige Samen beschränkte Hinausschiebung der Keimung auf eine spätere Zeit bemerkbar[2]).

Dieses Ergebniss stimmt in der Hauptsache überein mit dem Verhalten, das nach Wettstein[3]) *Euphrasia Rostkoviana* Hayne

1) Bei Freilandkultur wäre die Keimung ohne Zweifel, so wie es sich für *Alectorolophus* ergeben hat, mindestens um einen Monat später eingetreten.

2) Ob bei einer Aussaat der *O. verna* im Winter (wie es mit *O. serotina* geschah: 30. Dec.) einzelne Keimlinge auch erst verspätet im Mai und Juni aufgehen würden, ist mir zweifelhaft; zur Entscheidung der Frage wären neue Beobachtungen nöthig. Wohl stellte ich fest, dass *O. verna* (vergl. I. Abhandlung, p. 115) noch im Mai, Juni oder Juli keimte, doch handelte es sich in diesen Fällen um späte Aussaaten im Mai und Juni des gleichen Jahres.

3) Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1895, l. c., p. 308.

und *E. montana* Jordan, welch' letztere er als die frühblüthige der beiden „saison-dimorphen" Arten bezeichnet hatte, zeigen. Allerdings ist von anderer Seite *E. montana* Jord. nur als eine unverästelte Form der *E. Rostkoviana* erklärt worden, welche mit dieser durch zahlreiche Uebergänge nicht hybriden Ursprungs verbunden sei [1]).

II. Blüthezeit.

Von *O. verna* kam die erste Pflanze am 23. Mai zur Blüthe [2]). *O. serotina* entfaltete die ersten Blüthen am 13. (Topf I) und am 21. (Topf II) August, und erreichte den Höhepunkt des Blühens zwischen 23.—29. des genannten Monates. Die Blüthezeit beider Arten liegt also gut zwei Monate auseinander [3]).

III. Entwickelungsgang.

Nachdem die beiden Arten gleichzeitig keimen, *O. serotina* aber mindestens zwei Monate später zur Blüthe kommt, ergiebt sich unmittelbar die Annahme, dass diese in der Entwickelung viel langsamer fortschreiten müsse. Dies sei durch einige Tagebuchnotizen skizzirt. Die meisten Keimlinge waren bis 17. März aufgegangen. Am 7. April ist die stärkste Pflanze in der Entwickelung des dritten, am 6. Mai des sechsten Laubblattpaares begriffen. Am 16. Mai ist ein Blattpaar dazugekommen. Die Pflanzen sind kräftig, bleiben aber in Folge der sehr kurzen Internodien klein. Es beginnt die Anlage von Achselsprossen. Am 16. Juni besitzt die kräftigste Pflanze 14 Blattpaare. Seitensprosse sind in der Achsel des

1) Floristisches aus Galizien. Von Prof. Br. Blocki, in „Allgem. Botan. Zeitschrift" 1896, p. 4. Vergl. ferner Wettstein's Referat darüber in Oesterr. Botan. Zeitschrift 1896, p. 106, dann Blocki „Aufklärung über einige galizische Euphrasien" in „Allgem. botan. Zeitschrift", 1896, p. 98, endlich Wettstein's Erwiderung, ibidem p. 178.

2) Wie früher erwähnt, war das eine Kultur ohne beigegebenen, andersartigen Wirth. Als Beleg für die Richtigkeit meines in der ersten Abhandlung betonten Ausspruches über den geringen Anspruch dieser Art auf „parasitisch erworbenen Nahrungszuschuss", kann ich mich nicht enthalten, noch folgende Tagebuchnotiz vom 22. Mai hinzuzufügen: „Es sind noch fast alle Pflänzchen (ursprünglich 30) vorhanden, die Hälfte dürfte zur Blüthe kommen".

3) Auch die Blüthezeit trat bei beiden Arten gegenüber den Freilandpflanzen verfrüht ein, natürlich in Consequenz der um einen Monat früher eingetretenen Keimung.

untersten Laubblattpaares sowie der folgenden angelegt; stärkere Streckung der Internodien beginnt bemerkbar zu werden. 6. Juli. Ein verspätetes Pflänzchen hat erst sieben Blattpaare. Bei dem kräftigsten sind die Kotyledonen und die untersten Laubblätter abgestorben, 16 Blattpaare leben. Höhe der Pflanze 12 cm; der stärkste Seitenspross hat 3 cm Länge. Am 23. Juli hat die stärkste Pflanze 16 cm Höhe; in den Achseln aller Blattpaare sind Seitentriebe vorhanden, Blüthenanlagen hingegen noch nirgends erkennbar. (Die ferneren Daten, vide Blüthezeit, sind den während der Ferien gemachten Notizen des Gärtners entnommen.) Gegenüber *O. verna* tritt besonders die anfängliche und bis in den Juni hereinreichende Stauchung der Internodien, ferner (günstige Kulturbedingungen vorausgesetzt) die starke Neigung zur Anlage von Seitentrieben, schon vom ersten Laubblattpaare an, hervor.

IV. Parasitismus.

Zur Charakteristik des Parasitismus der *O. serotina* will ich einige Tagebuchnotizen über die „Dichtsaatkultur ohne Wirth" anfügen, die allerdings meinerseits nur bis 23. Juli geführt wurden. Die späteren Notizen des Gärtners sind mir zu unvollkommen, um einen voll gesicherten Vergleich der beiden *Odontites*-Arten, bezüglich ihrer Ansprüche auf parasitisch erworbenen Nahrungszuschuss, zu ziehen.

Am 7. April waren 54 Keimpflänzchen vorhanden. Die stärkste Pflanze stand auch hier, wie in der Kultur mit Wirth, schon in der Entfaltung des dritten Laubblattpaares und hält noch am 6. Mai gleichen Schritt. Sie hat nun sechs Blattpaare, ist die stärkste Pflanze in einer dichten Gruppe und hat sich zu einem dominirenden Exemplar aufgeschwungen, wie diese Erscheinung für derartige Kulturen schon mehrfach geschildert wurde. Am 16. Mai steht jedoch auch die stärkste Pflanze dieser Kultur in den Grössenverhältnissen den stärksten Individuen in den „Kulturen mit Wirth" um ein Drittel nach. 16. Juni. Die stärkste Pflanze mit zwölf Blattpaaren. Seitensprosse aus den Achseln des dritten und vierten Paares hervorbrechend. 6. Juli. Stärkste Pflanze mit 15 Paaren lebender Blätter. Kotyledonen und die untersten Blattpaare abgestorben; Höhe 8 $^1/_2$ cm. Verzweigungen sind vom untersten, erhaltenen Blattpaare ab vorhanden; die Seitensprosse haben

2—3 Blattpaare, die in Folge Stauchung der Internodien eng beieinander sitzen. Zahl der Pflanzen noch bei 40; sie stehen dicht, an einigen tritt *Coleosporium* auf. 23. Juli. Stärkste Pflanze 10,5 cm hoch, mit 18 lebenden Blattpaaren. Eine der stärkeren Pflanzen im Abdorren begriffen. Nach den Aufzeichnungen des Gärtners waren am 12. August nur mehr 17 Individuen vorhanden, von denen am 13. zwei die ersten Blüthen entfalteten und je ca. 28 Blüthenknospen trugen. Weiterhin scheinen noch mindestens vier Pflänzchen zur Blüthe gelangt zu sein.

Jedenfalls lässt das Mitgetheilte den berechtigten Schlus ziehen, dass auch *Odontites serotina* nicht zu den ausgeprägteren Parasiten gehört und sich in Dichtsaatkultur ohne Wirth leicht zur Blüthe bringen lässt. Sie scheint, was den Parasitismus betrifft, der *Odontites verna* sehr nahe zu stehen. Nach dem oben Mitgetheilten würde sie zwar eher einen grösseren Anspruch auf parasitisch erworbenen Nahrungszuschuss erheben, doch da die Kultur vom 23. Juli ab nicht unter meiner Controle stand, kann ich nicht ermessen, ob und wie weit etwa andere, ausser dem Parasitismus gelegene Umstände, an der gegen die Blüthezeit zu raschen Verminderung der Individuenzahl und der relativ geringen Anzahl zur Blüthe gelangter Exemplare mit in Berücksichtigung zu ziehen sind.

Zusammenfassend können wir sagen: Die beiden, den neueren Untersuchungen zufolge „saison-dimorphen" *Odontites*-Arten *O. verna* und *O. serotina* haben zwar die gleiche Keimungszeit, doch kommt letztere Art in Folge eines langsameren Entwickelungsganges, welcher sich vorzugsweise in der anfänglichen Stauchung der Internodien, und in dem Bestreben, frühzeitig Seitenverzweigungen anzulegen, ausprägt, erst gut zwei Monate später zum Blühen. Auch *O. serotina* ist, wie dies für *O. verna* schon früher gezeigt wurde, nicht eine der ausgeprägteren, parasitischen Rhinanthaceen; ihre Ansprüche auf parasitisch erworbenen Nahrungszuschuss sind relativ geringe, daher sie leicht in Dichtsaat, bei Ausschluss anderer Wirthspflanzen, und nur gestatteter Ausnützung der Artgenossen, zum Blühen gebracht werden kann. Die beiden Arten scheinen sich somit rücksichtlich des Parasitismus sehr ähnlich zu verhalten.

Bedeutung der Verzweigung für die Unterscheidung der Arten.

Wettstein und seine Schüler Sterneck und Hoffmann legen einen hohen Werth bei der Unterscheidung „saison-dimorpher“ Arten auf die Verzweigungsverhältnisse. Meiner Ansicht ist auf dieselben, als einen Factor, der allgemein und insbesondere auch bei den Parasiten von den Ernährungsbedingungen abhängig ist, nicht so viel Gewicht zu legen. Zugegeben, dass unter günstigen Bedingungen sich die Arten theilweise verschieden verhalten und dann einen bestimmten Typus der Verzweigung vorwiegend auftreten lassen (vgl. z. B. das früher bezüglich der *Odontites serotina* Angeführte), so können doch sowohl kümmerliche Existenzbedingungen als auch eine besondere Förderung derselben das typische Verhalten weitgehend beeinflussen und ändern. Wer solche Exemplare in die Hände bekommt, wird mit Diagnosen, welche die Verzweigung in den Vordergrund stellen, seine Schwierigkeiten haben. Ich wähle als Beispiel zunächst gerade *Odontites serotina*. In der von Hoffmann[1]) aufgestellten Diagnose finden sich folgende Angaben durchschossen gedruckt und dadurch wohl als besonders bezeichnend hervorgehoben: „Stengel aufrecht oder am Grunde aufsteigend, 24—55 cm hoch, stets und stark verzweigt, Aeste abstehend spreizend und nach aufwärts gebogen“. Dann „Zwischen der obersten Verzweigung und dem ersten Deckblatt sind gewöhnlich 1—5 Stengelblätter eingeschaltet“.

An den schwächeren Exemplaren meiner Kultur der *Odontites serotina* auf *Poa nemoralis* findet sich auch nicht eines dieser diagnostischen Merkmale vor. So erreicht ein kleines Exemplar nur die Höhe von 11 cm, ist gänzlich unverzweigt und trägt am Hauptsprosse acht Früchtchen, Blüthen und Knospen. Ein anderes erreicht die Höhe von 17 cm; in halber Höhe steht ein Zweigpaar, von denen der eine Zweig mehr oder minder verkümmert ist, während der andere einige reifende Früchtchen trägt; im nächsten Knoten folgt ein ähnlicher Zweig und im folgenden sitzen ein Paar Kapseln, ohne dass also zwischen diesen und dem letzten Zweig 1—5 Stengelblätter eingeschaltet wären. Dieses letztere Verhalten zeigen mehrere andere Exemplare. Auch im Freien lassen sich dergleichen Individuen, von den völlig unverzweigten an, ohne Schwierigkeit finden, ja sie können an bestimmten Standorten herrschend werden. Ich greife hier auf *Alectorolophus* über. *A. angustifolius* Heynh.

---

1) l. c., p. 185.

ist nach Sterneck eine autumnale Art; als wesentliche habituelle Merkmale werden „der reich verzweigte, hohe und schlanke Stengel, die bogenförmig aufsteigenden Seitenäste", etc. etc. und „insbesondere die zwischen der obersten Verzweigung und der untersten Blüthe eingeschalteten, oft sehr zahlreichen Blattpaare" hervorgehoben. In der That haben Exemplare, welche in Lans ober Innsbruck gesammelt wurden, so wie aus Samen dieser Pflanzen auf *Secale cereale* gezogene, durch die reiche Verzweigung und Zweigstellung ein sehr charakteristisches Gepräge. Auch war bei den letzteren der anfänglich gestauchte Wuchs und die rasche Anlage von Seitensprossen sehr bemerkenswerth und erinnerte an das Verhalten von *Odontites serotina.* Allein in höheren Lagen werden die Wuchs- und Verzweigungsverhältnisse ganz andere, und die scheinbar typischen Merkmale der Verzweigung verschwinden da. So besitze ich eine ganze Collection von Individuen des *A. angustifolius*, welche am 17. August 1896 in einer Höhe von ca. 2000 m auf der Rofanspitze am Achensee gesammelt wurden. Die Pflanzen wuchsen in spärlich bewachsenen Geröllhalden, in denen *Cherleria sedoides, Silene acaulis, Androsace obtusifolia*, und einige alpine Gräser, wie *Agrostis alpina, A. rupestris* etc. den Bestand der Wirthspflanzen bildeten.

Die Individuen des *A. angustifolius* von diesem Standorte sind grossentheils unverzweigt[1]), erreichen eine Höhe von 7—18 cm, oder sie sind nur wenig verzweigt, mit 1—5 Zweigen. Ein Exemplar, das drei Zweige besitzt, trägt unmittelbar am Knoten über dem Zweigpaare Blüthen — also selbst hierin eine Ausnahme von dem oben angeführten diagnostischen Merkmal Sterneck's.

Wie hier eine autumnale Art, sei es in Folge der Höhe des Standortes, sei es in Folge der einzelstehenden und oft schwächlichen Wirthspflanzen (also kümmerlicher Ernährungsverhältnisse), die ihr sonst zukommende Neigung zu starker Verzweigung mehr oder minder und vollkommen aufgiebt, so beobachtet man umgekehrt in manchen Fällen auch ästivale Arten, die den Verzweigungsverhältnissen nach als autumnale angesprochen werden müssten. Im Allgemeinen charakterisirt diese Arten Sterneck[2]) folgender-

1) Sie gehören der Form β) *intercedens* (*A. intercedens* G. Beck in Sched.) an. Herr College G. von Beck war so liebenswürdig meinem Wunsche nach Revision der hier besprochenen *Alectorolophus*-Arten freundlichst zu willfahren.

2) l. c., p. 470.

massen: „Stengel unverzweigt oder nur mit wenigen, bloss im oberen Theile sich entwickelnden Seitenästen; zwischen der obersten Verzweigung und dem Blüthenstande sind keine Laubblätter eingeschaltet. Blüthezeit Juni, Juli". — Zu diesen Arten gehört auch *Alectorolophus major* Rchb. Je nach den Ernährungsbedingungen schwanken auch hier die Verzweigungsverhältnisse stark, obschon in der That eine geringere Verzweigung und insbesondere grosse Streckung der Internodien diese Klappertopfart auszeichnen. Ein besonders kräftiges, am 20. Juni 1896 bei Innsbruck gesammeltes, nahezu völlig samenreifes Exemplar wäre indess nach den obigen diagnostischen Merkmalen nicht zu bestimmen gewesen. Dasselbe besass vier kräftige Zweigpaare, welche an Stärke den Hauptspross nahezu erreichten und deren erstes ganz unten entsprang, und wenn nicht aus den Achseln der Kotyledonen, so doch gewiss aus jenen des ersten Laubblattpaares hervorgewachsen war.

Es würde wohl nicht schwer halten, auch für die Euphrasien ähnliche Beispiele aufzuführen, doch habe ich ästivale Formen dieser Art zu beobachten nicht Gelegenheit gehabt. Indess genügt es ja, auf *Euphrasia minima* hinzuweisen, wo einerseits bei Pflänzchen, die ohne Wirth gezogen werden, aus den Achseln des zweiten Laubblattpaares sich schon Blüthen entwickeln können, während andererseits bei kräftigen, mit Beihilfe einer Wirthspflanze aufgewachsenen Exemplaren, wie bei unserer „Riesenminima" in Fig. 1, Taf. VI an den gleichen Orten Seitenzweige auftreten, die an Stärke der Entwickelung dem Hauptspross sehr nahe kommen.

Im Allgemeinen dürfte demnach der Ausspruch wohl berechtigt sein, dass die Verzweigung von den Ernährungsverhältnissen so sehr abhängig erscheint, dass sie nur in bescheidenstem Maasse und in der vorsichtigsten Weise diagnostisch verwendbar erscheint. Für die parasitischen Rhinanthaceen liegt es gewissermassen in den Händen des Experimentators die verschiedensten Stufen, je nach den Ernährungsbedingungen, zu ziehen, — von der unverzweigten, zwergigen und wenigblüthigen bis zur reichverzweigten und ausserordentlich reich blühenden. Es ist nicht zu leugnen, dass gewisse Arten unter gleichmässigen, guten Lebensbedingungen sich einerseits zu einer grösseren, andererseits zu einer geringeren Verzweigung geneigt zeigen. Doch haben wir gesehen, dass der in

mittleren Höhenlagen und bei guten Ernährungsbedingungen stark verzweigte *Alectorolophus angustifolius*, in hoher Gebirgslage und bei kümmerlicher Ernährung **herrschend** in anderer Form, nämlich unverzweigt oder sehr spärlich verzweigt auftritt, und dass die *Odontitis serotina* bei schwächerer Ernährung und ungünstigeren Vegetationsbedingungen (wie z. B. in Topfkultur) zum Theil gleichfalls sich in Form unverzweigter Individuen entwickelt.

Bedeutung der Assimilation; Assimilations-Energie.

Alle meine Kulturen mit parasitischen Rhinanthaceen, mit den Gattungen *Odontites*, *Euphrasia*, *Alectorolophus* und *Orthantha*, haben auf ein grosses Lichtbedürfniss dieser Pflanzen hingewiesen. In dieser Abhandlung wurde im Besonderen gezeigt, dass die Entwickelung und das Gedeihen der Euphrasien *(E. Salisburgensis, E. Rostkoviana* und *E. minima)* und des *Alectorolophus major*, wesentlich davon abhängig ist, dass den Parasiten neben einem entsprechenden Wirthe gleichzeitig auch ein guter Lichtbezug sicher gestellt sei. Wir sahen, dass, wo hochwüchsige, schattende Pflanzen in relativ dichtem, schattendem Stand aufgingen, die dazwischen ausgesäten Euphrasien- und *Alectorolophus*-Samen keine Pflanzen ergaben. Pflanzen erschienen höchstens in grösseren Lücken, welche der Bestand der Wirthspflanzen zeigte, oder am Rande der Versuchsfelder. Wir sahen, dass *E. Salisburgensis* zwischen den Ballen halbwegs schattender, dichter Gramineen und Cyperaceen unterdrückt wird, oder nur in etiolirten schwachen Exemplaren sich entwickelt, wie dies z. B. für *Carex sempervirens* als Wirth eingehender geschildert und illustrirt wurde, hingegen an einzelnen locker stehenden Pflanzen oder im Rasen weniger dicht und schattig wachsender Wirthe gut gedeiht. Wir sahen, dass *Alectorolophus major* sich am zahlreichsten und kräftigsten in jenen Versuchsfeldern entfaltete, wo *Alopecurus pratensis* und *Agrostis vulgaris* angebaut waren und dass offenbar die Wuchsverhältnisse dieser Gräser, die selbst bei dichtem Stand dem Parasiten noch genügend Raum und Licht bieten, dafür massgebend sind. Wir mussten im Allgemeinen zur Ansicht gelangen, dass die Wirthsauswahl seitens der untersuchten Parasiten eine sehr geringe sei; dass die meisten Pflanzen unter entsprechenden Bedingungen zu

ihrer Ernährung verwendbar sein dürften, dass aber bei dichtem Stand der Wirthe und üppiger Entfaltung derselben, doch gewissermassen eine Auswahl unter ihnen sich ergäbe, da jene, die unter den genannten Verhältnissen den nothwendigen Lichtbezug den Parasiten entziehen, auch ihr Aufkommen unmöglich machen.

Diese Kulturerfahrungen mussten zur Anschauung führen, dass diese chlorophyllhaltigen Parasiten offenbar angewiesen sind, die Fähigkeit, welche ihnen der Chlorophyllbesitz ermöglicht, energisch zu bethätigen; d. h. dass es ihnen trotz der parasitischen Lebensweise dennoch nöthig ist, durch einen regen Assimilationsprocess die Kohlehydrate für ihren Aufbau selbstthätig zu erzeugen.

Diese Ansicht war ja offenbar eine ziemlich allgemein verbreitete und sie war massgebend, diese grünen Parasiten als Halbschmarotzer zu bezeichnen. Sie führte theilweise zu einer Unterschätzung des Parasitismus, wie das z. B. aus der Aeusserung von Sachs hervorgeht „von *Thesium*, *Rhinanthus*, grünblätterigen Pflanzen, welche den Parasitismus nur nebenbei betreiben“ [1]); obschon sich auch Sachs an anderer Stelle vorsichtiger und der damaligen Sachlage entsprechender ausdrückt „Es ist aber noch nicht bekannt, in welchem Grade dieser partielle Parasitismus für das Leben der betreffenden Pflanzen von Bedeutung ist [2]). Es hat dann zunächst Koch [3]) für *Alectorolophus* nachgewiesen, dass der Parasitismus keineswegs als ein blos facultativer, nur so nebenher betriebener, bezeichnet werden könne, sondern dass er für das Gedeihen der Pflanze unbedingt nothwendig ist. Ebenso klar spricht sich Koch aber auch in dem Sinne aus, dass den Bedarf an Kohlehydraten die Pflanze durch eigene Assimilation deckt, durch den Parasitismus wesentlich die nothwendigen anorganischen Salze, das Eiweiss und die Rohstoffe für dieses gewonnen werden. Immerhin waren meines Wissens bis dahin keine eigenen Versuche, speciell in der Absicht, die Assimilationsenergie der grünen Halbschmarotzer zu prüfen, angestellt worden. Doch erschien 1891 eine diesbezügliche Untersuchung von Gaston Bonnier „Sur l'assimilation des plantes parasites à chlorophylle [4])“, deren Resultate aber meiner Ansicht nach zum Theil sicher als irrig sich erweisen lassen,

1) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Leipzig 1887, p. 36.

2) ibidem p. 359.

3) Zur Entwickelungsgeschichte der Rhinanthaceen, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XX, p. 31 und 32.

4) Comptes rendus de l'académie des sciences, Bd. 113, 1891.

so wie die aus denselben gezogenen Schlüsse zu falschen Vorstellungen Anlass geben. So lautet die erste derselben „Il résulte de ces recherches que, au point de vue physiologique, les plantes parasites à chlorophylle présentent tous les intermédiaires entre une plante qui se nourrit presque exclusivement des substances prises dans l'hôte qu'elle attaque et une plante qui assimile presque exclusivement par elle-même, ne profitant guère que des substances minérales puisées par les racines de l'hôte". Zu dieser Auffassung gelangt Bonnier auf Grund von Versuchen, zu denen vielfach auch die grünen parasitischen Rhinanthaceen herangezogen wurden. Die *Melampyrum*-Arten sollen besonders assimilationstüchtig sein „les feuilles de Mélampyres assimilent au moins les deux tiers de la quantité d'acide carbonique décomposé par les Véroniques, pour la même surface foliaire". Die *Pedicularis*-Arten, Individuen von *Rhinanthus* mit intensiv grünen Blättern, sollen bei gleicher Blattfläche schon nur $^1/_5$ der Assimilations-Intensität aufweisen gegenüber einer *Veronica*. Der Parasitismus werde schon „presque absolu" bei Exemplaren von *Rhinanthus*, mit grüngelben Blättern und bei *Bartsia*, bei welchen die Assimilationsenergie gegenüber *Veronica* nur mehr $^1/_{12}$ betrage. Bei einzelnen Individuen dieser Pflanzen, bei allen untersuchten Arten von *Euphrasia* endlich, konnte trotz ihres grünen Laubes und der besten Beleuchtungsverhältnisse keine Sauerstoffabscheidung beobachtet werden. Daher „L'assimilation chlorophyllienne n'est cependant pas nulle chez ces plantes, mais elle était masquée par la respiration dans tous les cas que j'ai examinés".

Man wird zugeben, dass dieser angebliche Mangel der Assimilationsfähigkeit bei *Rhinanthus* und den *Euphrasia*-Arten sich nicht vereinigen lässt mit dem grossen Lichtbedürfniss, das diese Parasiten bei Kulturen zu erkennen geben. Die Schwierigkeit, diese empfindlichen Parasiten unter für sie geeigneten Bedingungen dem Experimente zu unterwerfen, dürfte Veranlassung gewesen sein, dass Bonnier zu obigen Resultaten gelangte; die Bedingungen, unter welchen die Pflanzen dem Experimente ausgesetzt wurden, (über die Art der Versuchsanstellung fehlen genauere Angaben) waren ohne Zweifel solche, dass durch sie der Assimilationsprocess gestört oder aufgehoben wurde. Es hat ja Ewart[1]) gezeigt, wie

1) Vergl. Pfeffer „Ueber die vorübergehende Aufhebung der Assimilationsfähigkeit in Chlorophyllkörnern". Berichte der math.-phys. Klasse der sächs. Gesellsch. der Wissenschaften, Leipzig 1896.

rasch bei Aenderung der äusseren Verhältnisse verschiedenster Art eine Lahmlegung der assimilatorischen Fähigkeiten des Chlorophylls erfolgt, wobei dieser eventuell vorübergehende inactive Zustand in keiner Weise durch das ganz normale Aussehen der Chlorophyllkörper verrathen wird. Es ist ein Leichtes, sich zu überzeugen, dass eben die Parasiten, welche Bonnier als gar nicht — oder nahezu nicht assimilationstüchtig bezeichnet, entsprechend ihrem hohen Lichtbedürfniss, einer sehr regen Assimilation fähig sind[1]).

Ich benutzte dazu die bekannte Sachs'sche Jodprobe[2]), die auch hier vollkommen entsprechend Aufschluss giebt, wenn auch die Zahl der Versuche nur gering ist.

Alectorolophus major.

1. Am 28. April 1896, 7 Uhr Abends (der Tag war sonnig und warm gewesen), wurden auf einer Wiese von zwei dem Blühen nahen Exemplaren zwei höher stehende Laubblätter gepflückt, von einer Pflanze auch drei Hochblätter. Die Blätter kamen an Ort und Stelle in Alkohol.

Die am nächsten Tage gemachte Jodprobe ergab, dass die Laubblätter beider Pflanzen sehr stärkereich waren; weniger reich daran waren die Hochblätter, und zwar nach oben zu abnehmend, ganz im Zusammenhange mit der Abnahme des Chlorophylls in den höheren, welche ja bekanntlich als bleichgelbe Blattgebilde wohl wesentlich als Schauapparat functioniren. Im höchsten der entnommenen Hochblätter wurde bei der Jodprobe nur der Endzahn braun und die Nerven dunkel hervorgehoben.

2. Am 30. Mai 1897 wurden von im botanischen Garten, auf meinen Versuchsfeldern erwachsenen, und seit Mitte Mai blühenden Pflanzen Blätter und Bracteen, auch halbe Laubblätter, deren andere Längshälfte noch am Stamme verblieb, um 6 Uhr Abends

---

1) Aus Pfeffer's Pflanzenphysiologie (II. Aufl., Leipzig 1897), p. 287, entnehme ich, dass auch Peffer daselbst anführt „auch die Chloroplasten von *Euphrasia officinalis* (nach Beobachtungen im Leipziger Institut) assimiliren recht kräftig, werden aber durch äussere Eingriffe ziemlich leicht inactiv". Auch er führt daselbst die Bonnier'schen Resultate mit *Euphrasia* auf solche „temporäre Inactivirung" zurück.

2) „Ein Beitrag zur Kenntniss der Ernährungsthätigkeit der Blätter", Arbeiten des Botanischen Instituts zu Würzburg, Bd. III, p. 1 u. ff.

abgeschnitten und in Alkohol gelegt. Am 31. Mai, früh $^1/_2$6 Uhr geschah die Entnahme der Vergleichsstücke. Die Tage waren sonnig und warm. Die Jodprobe ergab hierauf folgenden Befund. Die am Abend entnommenen Blätter färbten sich sämmtlich schwärzlich bis mattschwarz — enthielten also reichlich Stärke — die am Morgen entnommenen blieben gelblichweiss — sie waren also stärkeleer.

Euphrasia Salisburgensis.

Die gleichen Versuche, wie der zweite mit *Alectorolophus* beschriebene, wurden am 2. und 3. Juni durchgeführt. Zum Theil wurden auch ganze Pflänzchen, am Abend und am Morgen entnommen, der Jodprobe unterworfen. Dieselbe ergab Abends stets einen mehr oder minder reichen Stärkegehalt — am Morgen einen deutlich geringeren, oder vollkommenes Fehlen der Stärke. Bei verwendeten ganzen Pflänzchen waren Morgens die Blätter nahe dem Sprosszipfel stärkehaltig — die unteren leer. Die Stärke sammelte sich also dort, wo noch unausgewachsene Organe standen und der grösste Bedarf an Baumaterial herrschte, an der in Entwickelung begriffenen Sprossspitze an; sie wurde dahin aus den ausgewachsenen Blättern translocirt, die Morgens entleert gefunden wurden.

Jedenfalls geht aus diesen Versuchen klar hervor, dass bei den genannten grünen Halbschmarotzern (entgegen den Angaben Bonnier's), und wohl bei der Mehrzahl derselben überhaupt, ein ganz reger Assimilationsprocess in Thätigkeit ist, und dass Stärkebildung und -Abfuhr in derselben Weise erfolgen, wie, unter für die Assimilation und das Wachsthum günstigen Bedingungen, bei den anderen grünen, nicht parasitischen Pflanzen.

Der Assimilationsprocess ist aber offenbar für diese grünen Halbschmarotzer auch absolut erforderlich, wie schon die Abhängigkeit ihres Gedeihens von guten Beleuchtungsverhältnissen zeigt.

Wohl ist für alle grünen Halbschmarotzer zu kräftiger und voller Entwickelung die Realisirung zweier Bedingungen nothwendig. 1. Eine genügende Assimilation gestattende Beleuchtung, 2. eine Wirthspflanze, welcher die Lieferung der im Assimilationsprocesse nicht gewonnenen, überhaupt zu seiner Inscenesetzung von vorn-

herein nothwendigen anderen Ernährungs-Componenten obliegt.

Eher ist noch das Fehlen einer Wirthspflanze ertragbar, als der Mangel des Lichtes. Wenigstens bei einigen der grünen Halbschmarotzer, wie für *Odontites Odontites* und *Euphrasia minima* gezeigt wurde, können Individuen, ohne Parasitismus und ganz auf die eigene Ernährungsthätigkeit beschränkt, ihren Lebenslauf (Blühen und Fruchten), wenn auch in kümmerlicher Weise, vollführen. Das Fehlen des Lichtes hingegen hemmt unbedingt ihre Entwickelung und es kann bei den grünen Halbschmarotzern, soweit wir dieselben bisher kennen, nie durch den Parasitismus allein ihre volle Entwickelung erzielt werden.

Die Bedeutung der chlorotischen Erscheinungen. Gedanken über den Entstehungsgang der grünen Halbschmarotzer.

In meinen bisherigen Mittheilungen über die grünen Halbschmarotzer ist vielfach der Chlorose Erwähnung gethan, welche sich unter schlechten Ernährungsverhältnissen bei einigen derselben regelmässig einstellt. Besonders sei auf die p. 409 beschriebene „Dichtsaatkultur ohne Wirth“ von *Euphrasia Rostkoviana* verwiesen, ferner auf ähnliche Ausserungen p. 397 und p. 399; auch Wettstein[1]) erwähnt bei *E. Rostkoviana*, von der er eine Dichtsaatkultur ohne beigegebene andersartige Wirthspflanzen beschreibt „viele (Pflanzen) waren chlorotisch“. Desgleichen beobachtete ich Chlorose bei Keimlingen von *Euphrasia stricta*, wenn auch weniger ausgesprochen und weniger häufig als bei *E. Rostkoviana*. Für die ohne Wirth, einzeln aufgehenden Pflänzchen des *Alectorolophus major* wurde p. 416 erwähnt, dass sie bald missfärbig und chlorotisch werden; der gleichen Erscheinung wurde auch p. 417 gedacht, wo die in „Dichtsaatkultur ohne Wirth“ hungernden Pflänzchen der gleichen *Alectorolophus*-Art geschildert werden. Für unter denselben Verhältnissen gezogenen *A. minor* hat aber schon Koch[2]) auf die gleichen Erscheinungen aufmerksam gemacht, in-

1) Zur Kenntniss der Ernährungsverhältnisse von *Euphrasia*-Arten, p. 5 (aus Oesterr. Botan. Zeitschrift, Jahrg. 1897).

2) l. c., p. 4.

dem er sagt „die Keimpflanzen begannen nach den ersten drei Wochen zu kränkeln; die Blätter verloren das frische Grün und wurden missfärbig."

Meinen Erfahrungen nach geht die Erscheinung der Chlorose parallel mit dem Ausprägungsgrad des Parasitismus; d. h. je unbedingter die parasitische Ernährung zur Vollendung des Lebenscyklus nothwendig ist, umso prägnanter tritt, bei mangelnder solcher Ernährung, die Erscheinung der Chlorose auf.

Odontites Odontites zeigt wenig Neigung zur Chlorose, in Parallele damit sind ihre Ansprüche auf parasitisch erworbenen Nahrungszuschuss relativ bescheiden. Unter parasitischer Ausnutzung einiger Artgenossen allein entwickeln sich schon ziemlich kräftige Pflanzen, ja es können einzelne Individuen ganz ohne Parasitismus, wenn auch kümmerlich, den Lebenslauf vollenden. Mit ähnlichen Fähigkeiten ist *Euphrasia minima* ausgestattet. Sie gedeiht als Zwergform gut, bei wenig parasitisch erworbenem Nahrungsbeitrag, den sie eventuell einigen Artgenossen entnimmt; ja sie kommt auch ganz ohne Parasitismus durch. Die Erscheinungen der Chlorose sah ich bei dieser ausgesprochen nie auftreten, auch bei jenen Pflänzchen nicht, die ohne Wirth, mehr oder minder einer Hungerexistenz unterworfen waren. Im Gegentheil fielen mir die Keimpflanzen dieser Art durch ihr sattes Grün auf. Anders steht es schon bei *E. stricta.* Die Erscheinung der Chlorose ist häufiger. Ohne Parasitismus kann kein Individuum sich zur Blüthenbildung aufschwingen. Bei der mageren parasitischen Ernährung, welche „Dichtsaatkulturen ohne Wirth" ermöglichen, kommt sie zwar bedeutend weniger leicht und weniger zahlreich zum Blühen als *Odontites Odontites* oder *E. minima,* doch erreichen im ganzen immerhin einige Individuen ohne zu grosse Schwierigkeit diese Phase.

Noch verbreiteter sind die chlorotischen Erscheinungen bei *E. Rostkoviana;* sie ist, meinen Erfahrungen nach, von den untersuchten Euphrasien diejenige, welche am unselbstständigsten ist, am meisten des parasitischen Nahrungserwerbes bedarf. Für sich allein gar nicht entwickelungsfähig, wie *E. stricta*, gelingt es auch äusserst schwer von derselben bei „Dichtsaatkultur ohne Wirth", also durch den Parasitismus an Artgenossen, ein Individuum bis zur Blüthe zu bringen. Während bei *E. stricta* 70 Pflänzchen in Dichtsaat kultivirt doch zehn blühende Zwergpflanzen ergaben,

konnte bei *E. Rostkoviana*, unter 80 und mehr Pflänzchen einer solchen Kultur, nur eines eine Blüthe entfalten. Die Reihe, welche ich demnach mit den studirten *Euphrasia*-Arten aufstelle, wenn ich mit den parasitisch anspruchsvollsten beginne und zu den selbstständigeren vorrücke, ist die: 1. *E. Rostkoviana*, 2. *E. stricta*, 3. *E. Salisburgensis*[1]), 4. *E. minima;* in derselben Reihenfolge fällt die Häufigkeit und Stärke der chlorotischen Erscheinungen, die man am besten bei Aussaat des Parasiten ohne andere Wirthspflanzen beobachtet, ab. Bei *E. Rostkoviana* häufig und ausgesprochen, bei *E. minima* nahezu fehlend.

Worauf beruhen die chlorotischen Erscheinungen? Sie sind der Ausdruck der ungenügenden Fähigkeit des Wurzelwerks zur Herbeischaffung der nothwendigen Salze des Bodens und im Besonderen des zur Chlorophyllbildung nöthigen Eisens. Sie werden zum Theil, je nach dem Plus oder Minus an Vorrath von Eisen und Salzen, welche der Same als Reserve miterhielt, individuell schwanken, in erster Linie aber doch von der Leistungsfähigkeit des Wurzelwerks abhängig sein. Die nöthige Quantität, welche der Keimling zum Ergrünen bedarf, ist im Samen stets enthalten. Finden wir aber, dass unter den zahlreich nebeneinander aufgegangenen Keimlingen sich bald chlorotische Erscheinungen einstellen, dann können wir sicher sein, dass das Wurzelwerk einer solchen Art zu eigener Ernährungsthätigkeit nicht taugt, sie ohne Parasitismus gar nicht existenzfähig ist. Hingegen können wir, wenn bei gleicher Kultur chlorotische Erscheinungen zurücktreten, auf eine bessere Leistungsfähigkeit des Wurzelwerks und grösseres selbstständiges Ernährungsvermögen schliessen. In der That zeigen die Arten *Odontites Odontites* und *Euphrasia minima*, welche noch selbstständig, wenn auch in kümmerlicher Weise, den Lebenslauf zu vollenden vermögen, ein relativ reicher entwickeltes Wurzelsystem und besitzen vor allem noch die Fähigkeit, in ziemlich reichem Maasse Wurzelhaare zu bilden.

Die chlorotischen Erscheinungen sind demnach gewissermassen als Indicator für die Vorgeschrittenheit des Parasitismus bei den einzelnen Arten verwendbar.

Ich bin überzeugt, dass wenn man die mehr oder minder

---

1) *E. Salisburgensis* wurde in „Dichtsaatkultur ohne Wirth", und in Einzelaussaaten nicht geprüft; immerhin gestatten mir Beobachtungen, sie rücksichtlich ihrer selbstständigen Ernährungsfähigkeit, *E. minima* zu nähern.

chlorotischen, einzeln kultivirten Pflänzchen von *E. stricta*, *E. Rostkoviana*, von *Alectorolophus major*, oder die Pflänzchen dieser Arten aus einer „Dichtsaatkultur ohne Wirth" prüfte, was ich allerdings seiner Zeit zu thun unterliess, man ihre Blätter stärkeleer oder doch nahezu so fände, d. h. nicht oder nur in sehr beschränktem Maasse assimilationstüchtig[1]).

Das Auftreten der Chlorose bei denjenigen Keimlingen dieser Parasiten, welche keinen Wirth finden, ist gewissermassen vergleichbar dem Chlorotischwerden einer nicht parasitischen Samenpflanze in eisenfreier Nährlösung. In beiden Fällen ist der Eisenvorrath (bei den Parasiten wohl auch der der übrigen nothwendigen Nährsalze), welchen der Same enthielt, aufgezehrt. Der Parasit hat nicht die Fähigkeit, ihn auf dem Wege der normalen Wurzelthätigkeit aus dem Boden zu beschaffen, die gewöhnliche Pflanze hat das Eisen in der gebotenen Lösung nicht zur Verfügung.

Die Ursache, warum derartige Parasiten wie *Euphrasia Rostkoviana* oder *Alectorolophus major* bei allein ermöglichtem gegenseitigen Parasitismus unter Artgenossen (Dichtsaatkulturen ohne Wirth) so schwer ein blühendes Exemplar ergeben, liegt in der so stark herabgesetzten Wurzelthätigkeit derselben, womit sich sofort eine unzureichende Activirung des Assimilationsprocesses verknüpft. Auch der parasitische Einbruch liefert ihnen unter diesen Verhältnissen ein Minimum dessen, an dem sie Mangel leiden. Die noch einer selbstständigen, normaleren Wurzelthätigkeit fähigen Arten, wie *Odontites Odontites* und *Euphrasia minima*, die schon allein kümmerlich existenzfähig sind, kommen bei solchen Dichtsaaten weit besser fort. Der parasitische Einbruch an den

1) Ein nachträglicher Versuch bestätigte dies. Ein am 10. März 1898 einzeln (ohne Wirth) in einem Topfe aufgegangener Keimling von *Alectorolophus major* hatte bis 23. April fünf gestaucht sitzende Laubblattpaare entwickelt; die Anlagen eines sechsten konnten mit freiem Auge noch wahrgenommen werden. Die Blättchen waren, gegen den Vegetationspunkt zunehmend, ausgesprochen chlorotisch. Kotyledonen schon vor einigen Tagen vertrocknet. Je ein Blättchen des zweiten und dritten Paares wurde am 23. April um 12 Uhr Mittags abgenommen und der Jodprobe unterworfen. Der Himmel war lichtbewölkt, auf eine Stunde etwa war die Sonne zum Durchbruch gelangt. Diese Blättchen erwiesen sich als völlig stärkeleer, während ein zur Gegenprobe einer jungen, ungefähr gleich starken *Alectorolophus*-Pflanze (welche auf *Phleum* stand) entnommenes Blatt einen schwärzlichen Farbeton in der Jodlösung annahm und so auf einen ziemlich beträchtlichen Stärkegehalt hindeutete. Die Blätter dieses Pflänzchens waren natürlich kräftiger und normal grün gewesen.



Artgenossen bringt bei diesen immerhin schon eine wesentliche Bereicherung an jenen Stoffen, deren sie bedürftig sind.

Es genügt bei *E. minima* das Wurzelwerk, um jene Menge von Eisen und Nährsalzen überhaupt aufzunehmen, dass die Pflanze in beschränkten Grenzen, ohne chlorotisch zu werden, wachsen kann, dass ihre klein bleibenden Blätter assimiliren und endlich eine Blüthe und Frucht gebildet wird.

Freilich schlägt die Entwickelung in ganz andere Bahnen, wenn *E. minima* mit ihren Wurzeln sich den Leitungswegen, den Wurzeln, anderer Pflanzen anschliessen kann und aus diesen reichlich schöpft, was ihr selbstständig aus dem Boden zu erschliessen schon ziemlich fremd geworden ist. Wie steht *E. minima* da, wenn ihr eine solche leistungsfähige Wirthspflanze, eine solche Quelle für die rohen Nahrungssäfte gegeben ist! Wie verzweigt sie sich, welches Wachsthum erreichen ihre Blätter, welche Assimilationsleistung ist diesen nunmehr ermöglicht, wie reich blüht und fruchtet die Pflanze. Unsere Bilder auf Taf. VI geben uns den ganzen Contrast der Entfaltungsfähigkeit, welchen diese Art zeigt, je nachdem sie den Weg selbstständiger Entwickelung oder jenen des Parasitismus eingeschlagen hat. Allein dieser Contrast liesse uns auch leicht den Parasitismus überschätzen. Nicht nur in Folge des Parasitismus entwickelt sich die Pflanze so kräftig; es geht mit demselben auch eine reiche eigene Thätigkeit Hand in Hand. Die parasitische Pflanze gewinnt allerdings das Rohmaterial im Allgemeinen, das zur Chlorophyllbildung im Besonderen nöthige Eisen durch Parasitismus; aber so assimilationsfähig gemacht, gewinnt sie durch eigene Arbeit die plastischen Stoffe (wenigstens die Hauptmenge) zum Aufbau ihres Körpers. Licht muss sie reichlich haben, damit der Assimilationsprocess möglich und ergiebig sich gestalte, im übrigen ist die grüne, parasitische Pflanze trotz des Parasitismus ein rege thätiger Organismus, und ein relativ bescheidener Schmarotzer.

Ich vertrete hier einen Standpunkt, der noch keinesfalls den gegenwärtigen Anschauungen allgemein entspricht. Wohl dürfte ich mit jenen Koch's, der durch eigene Kulturerfahrungen diese Parasiten kennt, in der Hauptsache übereinstimmen. Dieser sagt z. B. p. 22 seiner *Rhinanthus*-Studie: „Demnach würde der Wirth dem angeschlossenen Schmarotzer nur die mangelnden Wurzelhaare ersetzen. Das von solchen aufgenommene

Rohmaterial stellt er seinem Parasiten zur Verfügung und überlässt ihm die fernere Verarbeitung." Hingegen äussert sich Pfeffer noch in der zweiten Auflage seiner Pflanzenphysiologie, Bd. I, p. 352 „Es ist nicht entschieden, warum *Euphrasia*, *Rhinanthus*, *Thesium* u. s. w. nur als Parasiten, d. h. nur dann gedeihen, wenn von dem ausgebreiteten System von Bodenwurzeln Haustorien in andere Pflanzen dringen. Da jene Pflanzen aus dem Boden Wasser und Nährsalze ausreichend gewinnen und durch die Thätigkeit des Chlorophyllapparates auf das Beste mit Kohlehydraten versorgt werden, so liegt die Vermuthung nahe, dass sie darauf angewiesen sind, auf parasitärem Wege organische Verbindungen des Stickstoffes oder auch gewisser Aschenbestandtheile zu beziehen." In der Anerkennung der regen Assimilationsleistung der grünen Parasiten stimme ich mit Pfeffer vollkommen überein, ja ich war ja besonders bestrebt, dieselbe, vor allem den gegensätzlichen Anschauungen G. Bonnier's gegenüber, einmal durch die Schilderung des hohen Lichtbedürfnisses dieser Parasiten, dann durch einige kleine Versuche, die ohne Weiteres ein Bild von der Assimilationsenergie der grünen Halbschmarotzer geben, zu begründen. Hingegen theile ich nicht die Pfeffer'sche Ansicht, „dass jene Pflanzen (die grünen Parasiten) aus dem Boden Wasser und Nährsalze ausreichend gewinnen", und lege den Schwerpunkt ihres Parasitismus in den Raub des rohen Nahrungssaftes. Die Schilderung der chlorotischen Erscheinungen, der Nachweis, dass einzelne dieser Parasiten, wie *Odontites Odontites* und *Euphrasia minima*, zur Noth ihren Lebenslauf auch ohne Parasitismus vollenden können, dass eben bei diesen Parasiten eine relativ stärkere Gliederung des Wurzelsystems stattfindet, vor Allem aber die Fähigkeit noch Wurzelhaare zu bilden in viel reicherem Maasse nachweisbar ist, als bei den ausgeprägteren unter den grünen Schmarotzern (denen letztere beinahe gänzlich abgeht), diese Thatsachen sind vielleicht doch geeignet, für die Richtigkeit meiner Anschauungen einigermassen in die Wagschale zu fallen. Auch sei noch daran erinnert, dass die Euphrasien sich auf annuellen Pflanzen, wie *Capsella Bursa pastoris*, *Veronica peregrina* etc. in sehr kräftigen Exemplaren erziehen liessen, wie auch die in Fig. 6, Taf. VI dargestellte, blühende Zwergpflanze des *Alectorolophus* nur die Würzelchen zweier Keimpflanzen der annuellen *Poa annua* zur Verfügung hatte. Reservestoffe werden in den meist sehr zarten Wurzeln dieser Pflanzen nicht gespeichert,

die Aufnahme plastischen Materials aus ihnen kann demnach kaum eine bedeutende sein.

Wir haben also den Mangel selbstständiger Entwickelungsfähigkeit, der die Mehrzahl der grünen Schmarotzerpflanzen kennzeichnet, auf die Reduction des Wurzelwerks[1]) und die Herabsetzung oder das nahezu gänzliche Fehlen der normalen Wurzelthätigkeit zurückgeführt, wodurch jenes nicht mehr geeignet erscheint, die Rohstoffe des Bodens in genügender Menge aufzunehmen, um das heranwachsende Pflänzchen assimilationsfähig zu erhalten. Statt dessen saugen sie die Leitungsbahnen anderer Pflanzen an, und entnehmen dort ihren Bedarf an solchen Rohstoffen. Während sie mit dem Zurücktreten der eigenen, normalen Aufnahmsthätigkeit der Wurzeln die in dieser Hinsicht wirksamsten Elemente, die Wurzelhaare, wenig oder gar nicht entwickeln (umsoweniger, je mehr sie sich streng der diebischen Aneignung der rohen Nährstoffe ergeben haben) und so eine Art Rückbildung des Wurzelorgans eingetreten ist, erstand andererseits jenes Organ, welches mit dem Raube des nöthigen Quantums rohen Nahrungssaftes betraut ist, das Haustorium. Man wird aber wohl kaum der Ansicht sein, dass die Rückbildung der normalen Wurzel-

1) Wenn wir von den einer selbstständigen Ernährung relativ noch fähigen dieser Parasiten absehen, so ist doch immerhin eine Beschränkung in der Gliederung des Wurzelsystems gegenüber anderen Pflanzen sehr bemerkbar. Es ist schade, dass in der Abbildung Fig. 6, Taf. VI, welche die auf zwei Keimpflänzchen der *Poa annua* erwachsene Zwergpflanze des *Alectorolophus major* zeigt, das Wurzelwerk dieses aus dem Gewirr der Wurzeln der beiden Graskeimlinge nicht hervortritt. Verfolgt man am Präparat dasselbe, so erscheint es an Masse verschwindend gegenüber jenem der beiden schwachen Graspflanzen.

Die Reduction des Wurzelwerkes kann aber bei dieser Art des Parasitismus auch keine zu weitgehende sein; je kräftiger der Schmarotzer heranwächst, desto kräftiger gliedert sich, und nimmt auch an Masse zu, sein Wurzelwerk, um den gesteigerten Bedarf an rohen Nährstoffen mittelst neu aufgesuchter und erschlossener Wirthswurzeln zu decken. Von diesem Gesichtspunkte aus wird man sich nicht wundern, auch das Wurzelsystem der vollends parasitisch sich ernährenden *Lathraea* noch in reichster Weise ausgebildet zu finden. Diese reiche Gliederung (vergl. E. Heinricher, Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1893, Bd. XI, p. 1 ff.) steht aber nur im Dienste der parasitischen Thätigkeit: neue Wurzeln werden immer wieder ausgesandt, um neue Wirthswurzeln zu erreichen und mittelst der zahllosen Saugwarzen in Contribution zu ziehen. Die normale Wurzelthätigkeit, Entnahme des Wassers und der Salze aus dem Boden, ist aber vollständig belanglos geworden, was der gänzliche Mangel an Wurzelhaaren bezeigt.

functionen das Primäre, die Haustorienbildung die secundäre Folgeerscheinung gewesen sei. Naturgemäss ist anzunehmen, dass bei diesen Pflanzen zuerst primitive Haustorien entstanden, und dass der Gewinn der rohen Nahrungssäfte durch Einbruch in die Wurzeln, die Leitungsbahnen, anderer Pflanzen, allmählich zu einer Reduction des Wurzelapparates und besonders zu einer Reduction der Wurzelhaare, der bei der normalen Aufnahmsthätigkeit wichtigsten Organe, führte. Je mehr die Haustorienbildung sich ausgestaltete, um so mehr schritt die Rückbildung der normalen Wurzelthätigkeit vor. So ist sie für den vermuthlich grösseren Theil der grünen Halbschmarotzer schon ganz ungenügend, und wenn ihnen Wirthspflanzen nicht zu Gebote stehen, sind sie überhaupt nicht entwickelungsfähig. Andere vermögen noch zur Noth in bescheidenen Grenzen eine normale Wurzelthätigkeit zu entfalten, und diese gestattet es ihnen, allenfalls auch ohne Parasitismus ihren Lebenslauf, wenn auch kümmerlich, zu durchlaufen. Die Standortsverhältnisse mögen oft entscheidend eingewirkt haben, ob die Fähigkeit der Existenz unbedingt an den Parasitismus gebunden erscheint, oder ob auch das Vermögen, sich noch selbstständig zu ernähren, erhalten blieb.

Wir werden nun allerdings zu erwarten haben, dass aus diesen der Mehrzahl nach relativ harmlosen Parasiten, auch solche entstanden, die, wie *Lathraea* unter den Rhinanthaceen, all ihren Nahrungsbedarf durch Parasitismus decken. Es ist wahrscheinlich, dass da und dort das Saugorgan auch direct plastisches Material mit aufnimmt[1]), und man kann sich denken, wie der Einbruch in nahrungsreiche Wirthsorgane die Entnahme plastischen Materials steigerte und zur Gewohnheit werden liess, zugleich aber auch allmählich zur Reduction der assimilatorischen Thätigkeit und der ihr dienenden Organe führen konnte. Vielleicht liegt ein solcher Uebergang von den relativ harmlosen, grünen, parasitischen Rhinanthaceen zu *Lathraea* vor in *Tozzia alpina*, die einer genaueren Untersuchung diesbezüglich werth erscheint. *Tozzia* ist mehrjährig,

1) Für eine solche facultative Entnahme plastischen Materials sprach sich auch Pfeffer (Pflanzenphysiologie, I. Aufl., 1881, I. Bd., p. 226) aus: „Wenn nun bei den verwandten grünen Rhinanthaceen das System der Bodenwurzeln ausgebildeter ist, der Parasitismus aber fortdauert, so werden jene mindestens etwas organisches Material der Pflanze entziehen können, in welche die Haustorien eindringen. Sollte dies nicht immer geschehen, so braucht die facultative Aufnahme deshalb nicht ausgeschlossen zu sein, und einer solchen begegnen wir in auffälliger Weise bei den fleischverdauenden Phanerogamen."



ihre eigenthümlichen, unterirdischen Niederblätter sind mit Reservestoffen vollgefüllt. Sind diese Reservestoffe allein durch die Assimilationsthätigkeit der *Tozzia* gewonnen? Ich möchte es bezweifeln. Das Grün der *Tozzia* fiel mir durch seinen gelblichen Ton stets auf; ich vermuthe, dass die Assimilationsenergie ihres Laubes gering ist. *Tozzia* scheint auch das hohe Lichtbedürfniss der anderen grünen Rhinanthaceen nicht zu theilen, sie wird durch ihre grosslaubigen Wirthspflanzen vielfach überschattet, als deren eine ich *Petasites albus* Gärt. kenne, während ich als andere *Rumex alpinus* L. angegeben finde[1]). Beides sind ausdauernde, nahrungsreiche, kräftige Pflanzen.

Eine kurze Zusammenfassung der im letzten Abschnitte gezogenen Schlüsse ergiebt demnach:

Je unbedingter die parasitische Ernährung zur Vollendung des Lebenslaufes nothwendig ist, um so ausgeprägter tritt bei mangelnder solcher Ernährung die Chlorose auf. Demnach sind die chlorotischen Erscheinungen gewissermassen als Indicator für die Vorgeschrittenheit des Parasitismus bei den einzelnen Arten verwendbar. Die Chlorose ist bei diesen Parasiten der Ausdruck für die ungenügende Fähigkeit des Wurzelwerks zur Herbeischaffung der nothwendigen Salze des Bodens und im besonderen des zur Chlorophyllbildung nöthigen Eisens. Damit verknüpft sich naturgemäss sofort eine unzureichende Activirung der Assimilationsorgane.

Der Mangel selbstständiger Entwickelungsfähigkeit, welcher die Mehrzahl der grünen Schmarotzerpflanzen kennzeichnet, beruht vor allem auf der Herabsetzung oder dem nahezu gänzlichen Fehlen der normalen Wurzelthätigkeit, wodurch das Wurzelwerk nicht mehr geeignet erscheint, die Rohstoffe des Bodens in genügender Menge aufzunehmen, um das heranwachsende Pflänzchen assimilationsfähig zu erhalten.

Diese Herabsetzung der normalen Wurzelthätigkeit geht Hand in Hand mit der Reduction der Wurzelhaare. Arten, welche die Fähigkeit besitzen dieselben noch in reichlicherer Weise zu bilden (wie *Odontites verna* und *Eu-*

---

1) In Neilreich „Nachträge zur Flora von Wien", Wien 1851. Die meisten Florenwerke enthalten keine Angaben über die Wirthspflanzen der *Tozzia*.

phrasia minima), sind noch einer selbstständigen Entwickelung, wenn auch in kümmerlicher Weise, fähig.

Der Schwerpunkt des Parasitismus der grünen Halbschmarotzer[1]) liegt darin, dass die **rohen Nährstoffe** durch Einbruch in die Wurzeln der Wirthspflanzen gewonnen werden.

Primitive Haustorienbildung muss den Parasitismus dieser Pflanzen eingeleitet haben. Erst damit war einerseits der Anstoss zur Reduction der Wurzelhaarbildung, d. h. der normalen Wurzelthätigkeit, andererseits zur Vervollkommnung der Saugorgane gegeben.

Der Einbruch in die Wirthswurzeln liefert zum Theil auch plastisches Material. Das Eindringen in an Reservestoffen reiche Organe kann zur Aufnahme grösserer Mengen plastischen Materials geführt und damit auch den Anstoss zur Reduction der Assimilationsorgane gegeben haben. Ein solcher Process vollzieht sich vielleicht bei *Tozzia alpina;* er ist vollständig durchgeführt bei der chlorophyllfreien Gattung *Lathraea*, deren Arten alles zu ihrem Aufbau nöthige Material den Wirthspflanzen rauben.

Eine besondere Zusammenfassung sämmtlicher Ergebnisse erscheint überflüssig, da nahezu jedem Abschnitte eine solche beigegeben ist und die wichtigeren Sätze durch gesperrten Druck hervorgehoben sind. Auf die zusammenfassenden Sätze sei noch besonders hingewiesen; sie finden sich pp. 401, 407 und 408, 412, 414, 418, 422, 428, 433, 436, 441, 450.

Innsbruck, Ostermontag 1898.

1) Vorläufig sei dieser Ausspruch noch auf die Rhinanthaceen beschränkt.

Figuren-Erklärung.

Sämmtliche Figuren sind photographische Reproductionen in natürlicher Grösse; auf Taf. V nach gepresstem, auf Taf. VI nach in Alkohol oder Formalin conservirtem Material.

Tafel V.

Fig. 1, 2, 3. Exemplare der *Euphrasia minima*, theils blühend, theils fruchtend. Gesammelt in einer steinigen Halde am Hühnerspiel (Tyrol). Vergl. Text, p. 403 u. 407.

Fig. 4, 5 und 6. *Euphrasia Salisburgensis.*

Fig. 4. Starke Pflanze auf *Senecio vulgaris* parasitirend erwachsen. Vergl. Text, p. 393.

Fig. 5 u. 6. Auf *Carex tenuis* erwachsene Pflanzen, an denen die Erscheinungen des Etiolements, hervorgerufen durch den Lichtentzug des im dichten Rasen wachsenden Wirthes, deutlich hervortreten. Bei dem Exemplar in Fig. 5 besonders an den Seitensprossen.

Tafel VI.

Fig. 1—4. *Euphrasia minima.* Fig. 5—7. *Alectorolophus major.*

Fig. 1. Eine reichlich blühende und fruchtende Riesenpflanze, parasitirend auf *Veronica peregrina* erwachsen. Diese, bereits im Absterben begriffen, ist (rechts) mit abgebildet. Ihre zahlreichen braunen, häutigen Fruchtkapseln hatten sämmtlich den Samen schon entleert. Vergl. Text, p. 405.

Fig. 2. Zwergpflanze, ohne Wirth, auf steinig-schotterigem Boden in Freilandkultur erwachsen. Sie trägt in der Achsel eines der Blätter des zweiten Laubblattpaares eine kräftige Blüthenknospe.

Fig. 3 *a*, *b*, *c*. Drei Pflänzchen, die von einander 2 cm entfernt, von andersartigen Wirthspflanzen völlig isolirt, in der gleichen Kultur wie das in Fig. 2 dargestellte Pflänzchen aufgegangen waren; *a* und *c* haben je eine Blüthe, das Pflänzchen in *b* trägt eine halbwüchsige Kapsel (in der Achsel eines der Blätter des dritten Paares) und höher oben eine Blüthe.

Fig. 4. Ohne Wirth zur Blüthe gelangte Zwergpflanze; bemerkenswerth das relativ starke Wurzelwerk, das aus dem steinigen Boden allerdings nicht intact und wesentlich nur die Hauptwurzel umfassend, erhalten wurde.

Fig. 5. Keimpflanze von *Alectorolophus major*, auf dem Höhepunkt der Entwickelung, welchen sie bei Ausschluss jeglichen Parasitismus erreicht.

Fig. 6. Neben zwei Keimpflänzchen von *Poa annua* aufgegangene (18. Februar) und mit Hilfe dieser schwachen Wirthe zur Blüthe (13. Mai) gelangte *Alectorolophus*-Pflanze. Die mit dargestellten Wirthspflänzchen blieben, von der Keimung bis zur Blüthe des *Alectorolophus*, nahezu auf der gleichen Entwickelungsstufe.

Fig. 7. Blüthe einer kräftigen Pflanze im Freiland auf Gras kultivirt.

Mechanismus und Biologie des Zerfalles der Conjugatenfäden in die einzelnen Zellen.

Von

W. Benecke.

Mit 1 Textfigur.

Die Fähigkeit des Pflanzenkörpers, unter besonderen Verhältnissen in die einzelnen Zellen zu zerfallen, die dann neuen Pflanzen den Ursprung geben können, ist besonders im Reiche der Thallophyten ausserordentlich weit verbreitet und zwar naturgemäss bei den Colonien bildenden Vertretern derselben, deren Zellen also noch keine, oder erst sehr geringfügige, nur durch die gegenseitige räumliche Anordnung bedingte Arbeitstheilung aufweisen, am häufigsten zu beobachten. Es liegt hier eine Vorstufe der bei höheren, Zellenstaaten bildenden Pflanzen nicht seltenen Erscheinung der Abgliederung ganzer Organe oder Organtheile vor, die ebenfalls, wenn die äusseren Bedingungen es gestatten, der Vermehrung und Verbreitung der Art dienen.

Besonders gut zu beobachten, und auch häufig schon beschrieben ist die fragliche Erscheinung bei denjenigen Conjugaten, deren Zellen normaler Weise zu Fäden verbunden sind. Bei vielen derselben kann bekanntlich die Hüllhaut, welche die Zellen verbindet, aus diesen oder jenen Gründen einreissen, es wölben sich dann unter dem Turgordruck die beiden Querwandlamellen gegeneinander vor und die Zellen trennen sich von einander (Pfeffer, V, p. 239, Anm.). In der biologischen Deutung dieser Erscheinung als besonderer Art und Weise der Fortpflanzung sind die Autoren einig: Wie zuerst Strasburger (I, p. 57) betonte, ist bei diesen Algen der Zerfall ein Ersatz für die fehlende Schwärmsporenbildung; dementsprechend kann man nachweisen, dass er durch ganz analoge Bedingungen, wie letztere, ausgelöst wird. Entweder ist der Zerfall eine Reaction auf ungünstige äussere Verhältnisse, der Colonie-

verband wird mit Rücksicht auf die Erhaltung der Art geopfert, da die vereinzelten Zellen leichter der Stätte des Verderbens entrinnen können, als wenn sie verbunden blieben (Pfeffer, II, p. 415; Göbel, p. 226). Oder aber der Zerfall ist auch bei übersprudelndem Leben von Vortheil; durch die Isolirung vermindert sich die bei kräftiger Vermehrung allmählich gefahrdrohende Concurrenz der gleichen Bedürfnissen angepassten Zellindividuen untereinander.

Können nun zu der schon durchaus richtig erkannten biologischen Bedeutung der Erscheinung auf den folgenden Blättern nur noch einzelne Ergänzungen gegeben werden, so steht es anders mit der Frage nach den, den Zerfall auslösenden Bedingungen, d. h. mit der Frage nach dem Mechanismus des Zerfalles. Wie ein Blick in die Literatur zeigt, ist dieser von den Autoren, die ihn erwähnen, in verschiedener Weise aufgefasst worden, übrigens fast nie zum Gegenstand eingehenderer Betrachtung gemacht worden[1]).

Nur Gardiner (p. 362) beschäftigt sich etwas ausführlicher mit demselben, und die sensationelle Auslegung, die dieser Autor seinen, zum Theil richtigen Beobachtungen gab, sowie die sachgemässe Zurückweisung derselben durch Pfeffer (V, p. 239, Anm.) veranlasste mich, der Frage näher zu treten. Gardiner, der den Zerfall von *Mougeotia* durch alle möglichen chemischen und physikalischen Agentien auslösen konnte, supponirte als Ursache desselben (sowie auch verschiedener anderer Bewegungen im Pflanzenreich) eine active, durch die zugesetzten Mittel bewirkte Contraction des Plasmaschlauches, die entweder bloss ein Auseinanderreissen

---

1) De Bary (p. 20) beobachtete den Zerfall bei *Mesocarpus*, *Staurospermum*, *Mougeotia*, *Gonatozygon*, *Spirotaenia*. Er konnte ihn durch Zusatz von Zucker, Jod u. s. w. erzielen und schloss aus ihm mit Recht auf die geringe Festigkeit der Hüllhaut. Strasburger (I, p. 57, 63; II, p. 84) beschäftigte sich vorwiegend mit dem langsamen Zerfall der *Spirogyra orthospira* und erzielte diesen durch Tödten einzelner Zellen. Pringsheim beobachtete ihn unter dem Einflusse concentrirten Sonnenlichtes und führte ihn auf Spannungsänderungen in der Zellhaut zurück (p. 368). Klebs behandelt ihn mehrfach (I, p. 378; II, p. 518; III, p. 228) und erzielte ihn z. B. durch Zusatz von Farbstoffen zum Präparat, und wies auf erhöhten Turgor als Erklärungsmöglichkeit hin. Neuerdings beschreibt er ihn auch bei Spirogyren mit Querwandfalten, bei denen der Trennung eine Turgordifferenz zweier Nachbarzellen vorherging. — Ausserdem wird der Zerfall in fast allen systematischen Algenwerken erwähnt, ferner neuerdings z. B. bei Borge (p. 32) und Bokorny (p. 321), welch' Letzterer „stärkeren, und in der Wirkung ungleichmässigeren Turgordruck als Ursache anspricht“. Die letzte Erwähnung findet sich bei West (p. 30).

der Querwandlamellen und Einbiegen derselben in die Lumina der Zellen, oder, falls sie stark genug eintritt, ein Auseinanderreissen der ganzen Zellen bewirken sollte, Ausführungen, die, falls sie zuträfen, unsere ganzen Anschauungen von der Protoplasmamechanik über den Haufen werfen müssten, denn (vergl. Pfeffer, IV, p. 267) nach diesen ist zur Ausübung nennenswerther Kräfte durch Contractilität das zähflüssige, seine Theilchen leicht gegeneinander verschiebende Plasma schlechterdings unfähig. Wie erwähnt, hat auch Pfeffer schon das Haltlose der Gardiner'schen Deduction dargethan und kurz ausgeführt, dass auch zur Erklärung dieser, wie so vieler anderer Bewegungserscheinungen die Annahme des Turgordrucks und der durch diesen gespannten Zellhaut vollkommen ausreicht. Auch erwähnt Pfeffer einige weitere Mittel, durch welche der Zerfall ausgelöst werden kann.

Da jedoch eine einheitliche Bearbeitung der, übrigens auch hübsch demonstrablen Erscheinung noch fehlt, da besonders die Frage, wie die den Zerfall auslösenden Kräfte angreifen und wirken, noch durchaus offen ist, suchte ich durch die folgenden Ausführungen diese kleine Lücke auszufüllen. Doch sei gleich folgende Einschränkung des Themas vorgenommen: Bekanntlich kann der Zerfall unter verschiedenen Formen in Erscheinung treten, entweder als Folge plötzlicher Auslösung von Spannungen, wobei die Zellen sich ruckweise trennen und ein gutes Stück auseinander sausen. Der Anblick eines Präparates, in welchem die Zellen durch irgend eines der unten zu behandelnden Mittel getrennt werden und momentan lebhaft durch einander wirbeln, ist oft ein frappanter, wenn auch in dem Explodiren vieler Früchte, dem Abschnellen des *Pilobolus*-Sporangiums — anderer Erscheinungen nicht zu gedenken — Beispiele für ähnliche Bewegungen im Pflanzenreich gegeben sind. Der Mechanismus dieses schnellen Zerfalls der Conjugaten schien einer einheitlichen und einfachen mechanischen Erklärung zugänglich und soll allein im Folgenden eingehend discutirt werden.

Daneben kommt nicht selten ein langsamer, allmählicher Zerfall vor, der auf verschiedenen Ursachen beruhen dürfte; Verquellung der äussersten Membranschichten, Wachsthum der Querwände, die sich dadurch langsam gegeneinander wölben, spielen dabei eine Rolle. Der langsame Zerfall wird sich somit erst mit einer Kenntniss der Wachsthumsmechanik erschöpfend darstellen lassen.

Natura non facit saltus: Die verschiedenen Modi des Zerfalles sind durch die mannigfachsten Uebergänge verbunden. Wir werden

darum den langsamen Zerfall, soweit er zum Verständniss des plötzlichen Zerschnellens Ergänzungen liefert, nebenher zu discutiren haben. Und zwar soll dies zum Schluss der Mittheilung in dem der Biologie gewidmeten Capitel geschehen, da ja das schliessliche Endresultat — Isolirung der einzelnen Zellen — also auch der biologische Effect, derselbe ist.

Den Schluss dieser einleitenden Notizen bilde der Hinweis, dass keineswegs, wie Anfangs von mir vermuthet war, complicirte Reizreactionen bei dem schnellen Zerfalle mitspielen, dass er vielmehr, wie er sich auf dem Objectträger abspielt, ein ganz einfacher mechanischer Vorgang ist. Ob in der Natur vielleicht unter dem regulirenden Einfluss des Plasmas verwickeltere Verhältnisse mit eingreifen, wird unten kurz erörtert werden.

Der Zerfall stellt eine Ueberführung von Spannkraft, die in den Algenfäden gespeichert ist, in lebendige Kraft vor. Wir gliedern dementsprechend unseren Stoff derart, dass wir zuerst (I) die Fäden unserer Versuchsalgen als System, in denen potentielle Energie ruht, und den Bau, der deren Ueberführung in kinetische ermöglicht, schildern — es kann dies kurz geschehen, da überall an Bekanntes angeknüpft werden kann. Unter II werden dann die Bedingungen für die Auslösung des Zerfalls geschildert. Einige biologische Betrachtungen sollen den Beschluss bilden (III).

I.

Bau der Algenfäden mit Rücksicht auf ihre Zerfällbarkeit.

Da diese Zerfällbarkeit bei den verschiedenen Conjugatenspecies in verschieden starkem Maasse ausgebildet ist, es uns aber nicht darauf ankam, die Verbreitung derselben systematisch zu untersuchen, so beschränkten wir uns auf Heranziehung der Formen, bei denen die Zerfällbarkeit besonders weitgehend ausgebildet ist. Es sind dies vor Allem *Mougeotia genuflexa* Ag., jene bekannte, lateral copulirende Alge, die ausgezeichnet ist durch die häufige Verwachsung knieförmiger Zellen („fausses conjugaisons"), welche in biologischer Hinsicht wohl einer allzuweitgehenden Separirung der Zellen entgegenwirken soll, und z. Th. das bekannte krause Aussehen der Watten bedingt (cf. u. A. De Bary, p. 25). Diese

Art lag auch vielen anderen Autoren (Pringsheim, Gardiner, Pfeffer u. s. w.) vor. Ausgezeichnete Objecte sind auch kleinere Mesocarpeen — *Mougeotia glyptosperma* d. By., *Staurospermum viride* Ktzg. u. s. w.; allerdings sind sie meist etwas sehr klein.

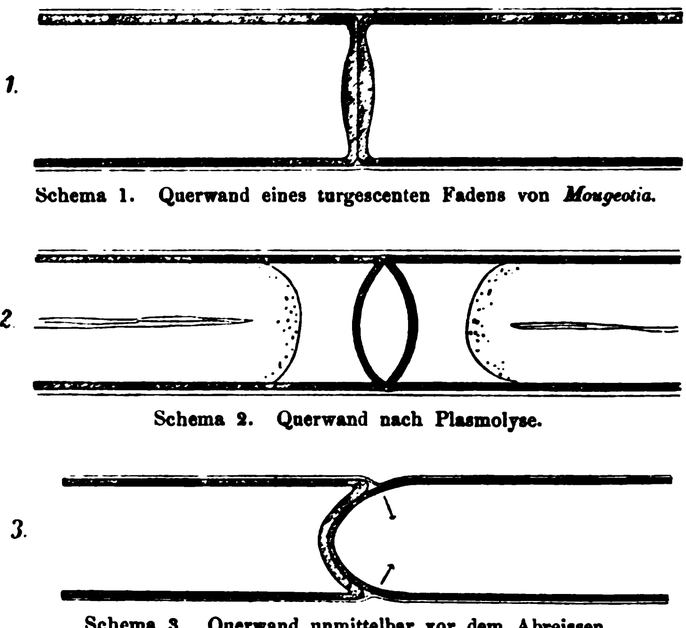
Von Spirogyren, die in der bekannten Faltung der Querwand eine noch weiter gehende Anpassung an den Zerfall zeigen, dienten mir *Sp. Weberi* Kg., *calospora* (?) Cleve, d. h. eine etwas derbere Form wie *Weberi*, und mit punktirter Zygotenmittelhaut ausgestattet. Schliesslich *Sp. tenuissima* Kg. sowie einzelne unbestimmbare Formen[1]).

Für unseren Zweck genügt es, den Bau der Wand kurz vor die Erinnerung zu rufen: Wir finden den ganzen Zellfaden überzogen mit einer sehr dünnen, mit Chlorzinkjod oder Chlorcalciumjod sich schwach gelb färbenden Cuticula — mit diesem Ausdruck soll nichts über die chemische Zusammensetzung präjudicirt sein — während alle anderen Theile der bei kräftig wachsenden Fäden ziemlich dünnen Wand sich bläuen; Quer- und Längswände zeigen übrigens keinen Unterschied gegen Reagentien und Farbstofflösungen. Eine Schleimschicht fehlt bei den von mir untersuchten „schnell zerspringenden“ Formen. Von besonderer Wichtigkeit ist der Bau der Querwände; zunächst sei *Mougeotia genuflexa* besprochen: Die Querwand spaltet sich schon sehr früh in zwei Lamellen, d. h. ist dann schon gespalten, wenn sie bei mittlerer Vergrösserung kaum sichtbar als dünner Strich nur durch die Ansammlung von Gerbstoffbläschen erkennbar ist[2]); nach Plasmolyse bleiben dann die

1) Die genannten Arten kommen in der hiesigen Umgegend, die gemeineren z. B. in riesenhaften Watten in Strassburgs alten Wallgräben vor, und wurden meist direct vom Standort geholt und zu den Versuchen verwendet. Doch lassen sich auch alle relativ lange in verdünnten Nährlösungen im Laboratorium halten. — *M. genuflexa*, die immer steril war, liess sich aus den vegetativen Organen identificiren; auch hatte Herr P. Richter die Liebenswürdigkeit, mir fertiles Material zum Vergleich zu senden. Der Durchmesser der Zellen schwankt recht beträchtlich, 25—40 μ, meist ca. 30 μ. (Ueber Variabilität des Zellendurchmessers bei dieser und Verwandten cf. auch Richter, p. 29; De Bary, l. c.; De Toni, Sylloge Algar. I, p. 716 f. u. s. w.) Die genannten kleineren Mesocarpeen bildeten in stickstofffreien, sonst completten Lösungen massenhaft Zygoten. Die *Spirogyra*-Arten wurden in der Natur gelegentlich (*calospora* auf der Korker Schweineweide) mit Zygoten angetroffen und konnten somit so sicher bestimmt werden, als dies überhaupt beim Stande der Spirogyren-Systematik thunlich ist.

2) Praktisch zur schnellen Auffindung junger Querwände ist Lebendfärbung mit Methylenblau.

Protoplasten beiderseits an der Querwandmitte noch adhäriren, während sie sich bekanntlich von älteren Querwänden mit glatter Kuppe abheben. Der Ansatz junger Querwände an die Längswand imponirt als dünner, rechtwinklig aufgesetzter Strich; bei älteren biegen die Längs- in die Querwände, d. h. jede in die ihr zugehörige Lamelle um, und lassen einen, meist kleinen im optischen Querschnitt dreieckigen Zwickel zwischen Biegungsstelle und Cuticula erscheinen. Die Zellen hängen dann nur noch durch die Cuticula, oder vielleicht ausserdem noch durch eine äusserst dünne Celluloselamelle zusammen. Im turgescenten Zustand ist jede Querwandlamelle in der



Schema 1. Querwand eines turgescenten Fadens von *Mougeotia*.

Schema 2. Querwand nach Plasmolyse.

Schema 3. Querwand unmittelbar vor dem Abreissen.

Die Cellulosewand ist schraffirt. — Der Zellinhalt ist nur in Schema 2 angedeutet.

Mitte etwas dicker — „linsenförmige Querwand" der Autoren — nach Plasmolyse pflegen sie in das innere der Zelle als zwei überall gleiche Hohlkugelschalen auseinanderzuweichen, zwischen sich einen ziemlich grossen, wahrscheinlich mit geringen Resten einer Intercellularsubstanz gefüllten Hohlraum lassend (cf. Schema 1 und 2)[1].

---

1) Eine Intercellularsubstanz sichtbar zu machen, gelang mir nicht. Klebs (I, p. 378) erwähnt gallertartige Pfropfen zwischen den Querwänden, die aber mit der normalen Zerfällung nichts zu thun haben.

Isolirte Zellen wölben die Querwand nach aussen, die dann, sei es rhizoidenartig, sei es zu normalen Zellen auswachsen kann. Die Stelle, an der die Cuticula abriss, ist mehr oder minder deutlich sichtbar. Abweichungen von diesem normalen Aussehen fehlen nicht. Die Querwände können sich verdicken, bei Plasmolyse aneinander kleben bleiben, und dann nicht selten wellblechartig hin und her gebogen erscheinen, u. s. f., Veränderungen, die vielfach mit einem Verlust der Zerfällbarkeit verbunden sind[1]).

Ganz ähnlich ist der Querwandbau bei den genannten kleineren Mesocarpeen; nur erscheinen die Querwände im turgescenten Zustand wie Gallertkugeln, d. h. jede Lamelle bildet eine solide Halbkugel, die sich aber bei Plasmolyse ebenfalls zu einer hohlen Kugelschale deformirt. Meist klaffen dieselben noch weiter, wie bei *M. genuflexa*.

Der Bau der Querwände der Spirogyren ist hinreichend bekannt[2]). Statt der bei *Mougeotia* zu findenden Verschiebbarkeit der kleinsten Theilchen und dadurch bedingten Formänderung im straffen und schlaffen Zustand finden sich hier die Falten. Diese bleiben bei Plasmolyse, falls diese gleichzeitig in zwei Nachbarzellen einsetzt, ziemlich unverändert; höchstens weichen die Wände etwas auseinander, woraus auf mangelnde Adhäsion zu schliessen ist. Wird eine Zelle früher als ihre Nachbarin turgorlos, so stülpen sich die Querwände in der bekannten Weise unter Ausgleichen der Falten nach der Seite geringeren Druckes hin durch.

Nach diesen morphologischen Notizen gehen wir über zur mechanischen Betrachtung der Algenfäden als durch den Turgor gespannter Systeme: Die Turgorhöhe ist bei unseren Algen ziemlich gleich und constant und deckt sich mit den auch sonst beobachteten Werthen[3]): $\frac{2,5}{10}$ normale Lösungen binärer Elektrolyte pflegen stark zu plasmolysiren, während durch $^2/_{10}$ normale Lösungen (z. B. 2 % KNO_3, 1,06 % NaCl) meist eben ein Abheben des Protoplasten erreicht wird, mindestens aber Entspannung der Zellhaut. Uebrigens ist zu beobachten, dass der Turgor in kräftig wachsendem Material im Allgemeinen etwas niedriger ist. Häufig geht auch die stark auswachsende Spitzenzelle früher in Plasmolyse,

---

1) Weiteres über den Membranbau cf. besonders bei Strasburger (p. 57 ff.), ferner Richter (p. 25 f).

2) Strasburger (II, p. 196); Behrens (p. 129).

3) Pfeffer (II, p. 121). Der Turgor erreicht also den Werth von ca. $6^1/_2$ Atmosphären.

als die anderen Zellen eines Fadens[1]), was darauf hinzudeuten scheint, dass hier der Fall vorliegt, dass die Volumvergrösserung zu rasch vor sich geht, als dass die den Turgor schaffende Stoffproduction damit gleichen Schritt halten könnte (Pfeffer, II, p. 171). Die betreffenden Unterschiede in der Turgorhöhe sind übrigens meist nicht beträchtlich.

Was nun für alle, zum Zerspringen befähigte Algen charakteristisch ist, ist die Thatsache, dass der soeben besprochene Turgor keineswegs von jeder Zelle in sich getragen wird, sich vielmehr durch die deformirbaren Querwandlamellen hindurch auf die die Zellen verbindende Cuticula überträgt, auf diese als Längszug wirkt und sie nahe bis an die Grenze ihrer Leistungsfähigkeit in Anspruch nimmt. Voll und ganz wird zwar der Turgor nicht auf die Cuticula übertragen, wie uns folgende Ueberlegung zeigt: Gehen wir aus von einem plasmolysirten *Mougeotia*-Faden (cf. Schema 2), in welchem also die plasmolysirende Salzlösung den Turgordruck allein, abgesehen von den verschwindenden Cohäsionskräften des Plasmaschlauches äquilibrirt. Wird nun ausgesüsst, so wird nach dem Wiederanlegen des Plasmas an die Membran der Turgor zunächst den Widerstand der nach innen vorgewölbten Querwandlamellen zu überwinden haben, bis zu deren Geradestreckung. Was hierbei vom Turgor verbraucht wird, ist in der positiven Spannung der Querwand, die als radialer Zug auf die Längswand wirkt, aufgestapelt. Was noch übrig ist vom Turgor, macht sich als Längszug auf die Cuticula geltend. Durch die positive Spannung der Querwand wird jedenfalls nur ein verhältnissmässig sehr geringer Theil der Turgorkraft verbraucht. Da wir denselben nicht genau abmessen können, begnügen wir uns mit der Ueberlegung, dass jedenfalls auf die Cuticula ein Zug wirkt gleich dem Gewicht, das auf die vorgewölbte Querwand einer isolirten und aufrecht gestellten turgescenten *Mougeotia*-Zelle gesetzt werden muss, um Geradestreckung der Querwände zu erreichen. Bei den gefalteten Spirogyrenwänden fällt dieser Widerstand gegen den Turgor weg, der sich so gut wie ganz auf die Cuticula überträgt, da der Augenschein lehrt, dass andere, die Cuticula entlastende Kräfte, etwa Adhäsion der Querwandlamellen an einander u. s. w., nicht statt hat.

1) Auffallend ist, dass solche kräftig auswachsende Spitzenzellen vielfach beinahe keine „Gerbstoffbläschen“ führen und dann auffallend glatt aussehen (Richter, p. 26).



Hiermit ist die Angriffsweise des Turgors auf die Membran gekennzeichnet. Werden nun Bedingungen realisirt, welche die gespannte Cuticula überanstrengen und an einer Stelle zerreissen, so kann, sobald hierdurch nur der geringste Richtungsunterschied zwischen zwei Nachbarzellen gegeben ist, der Turgor mit enorm verstärkter, weil hebelnder Kraft mittelst der sich vorwölbenden Querwände die Cuticula vollends durchreissen und die Zellen abschnellen, oder auch, was nicht selten ist, nur an einer kleinen Stelle in continuo lassen.

Weitere Ueberlegungen und Beobachtungen ergeben dann, dass der Turgor thatsächlich die einzige, die Spannung liefernde Energiequelle ist; denn andere Kräfte, an die man denken könnte, etwa Quellungs- oder andere Kräfte in der Querwand, die sich zur Turgorkraft addiren würden, sind ausgeschlossen, da sie ja gegen den Turgor, der ihnen die nöthige Widerlage schaffen muss, unter Einbiegen des Protoplasten wirken müssten, während umgekehrt die Beobachtung lehrt, dass der Turgor die Querwandlamellen zusammenpresst.

Auch bestätigt, wie schon Pfeffer (V, p. 239 Anm.) hervorhebt, das Experiment diese theoretischen Forderungen; plasmolysirte Fäden haben das Zerfallvermögen eingebüsst und es ist hinzuzufügen, dass keineswegs vollkommene Entspannung nöthig ist, vielmehr schon eine gewisse Depression des Turgors ausreicht, um das Zerfällen durch alle, sonst sicher wirkenden Mittel (Jod, $CHCl_3$, Inductionsschläge u. s. w.) die wir nachher kennen lernen werden, zu verhindern. Auch lässt sich zeigen, was ja auch theoretisch zu erwarten ist, dass es nur auf das Maass des osmotischen Druckes, unter dem die plasmolysirende Lösung steht, nicht auf deren chemische Qualität ankommt. D. h. isotonische Lösungen verschiedener Stoffe beeinflussen die Zerfällbarkeit gleich stark. Es wurden $\frac{0,5}{10}$, $\frac{1}{10}$, $\frac{1,5}{10}$, $\frac{2}{10}$ normale Lösungen von KNO_3, KCl, NaCl hergestellt. Die Plasmolyse trat bei allen Salzen bei $\frac{2}{10}$ n. ein; $\frac{1}{10}$ und $\frac{1,5}{10}$ verhinderten das Zerfällen. In $\frac{0,5}{10}$ fand es noch statt. Ferner wurden geprüft $\frac{1}{10}$, $\frac{2}{10}$ und $\frac{3}{10}$ normale Glycerin- und Rohrzuckerlösungen. $\frac{2}{10}$ und $\frac{3}{10}$, die noch nicht plasmolysirten, verhinderten das Zerfällen, während es in $\frac{1}{10}$ zu erreichen war (Versuchsobject: *Mougeotia genuflexa*).

Nach diesen, etwas trockenen Ausführungen, die gleichwohl zum vollen Verständniss nothwendig sind, wenden wir uns nun zu

der Frage, durch welche Bedingungen und in welcher Weise die Spannungen ausgelöst, die Cuticula zerrissen, die Zellen isolirt werden.

II.

Bedingungen des Zerfalles.

Von vornherein sind verschiedene Möglichkeiten denkbar: Entweder könnte, durch äussere Einflüsse oder durch das Plasma veranlasst, die Festigkeit der Cuticula plötzlich nachlassen, oder diese, wenn die Querwand ein gewisses Alter erreicht hat, zerfallen. Die mikroskopische Beobachtung gab jedoch keinen sicheren Anhaltspunkt für eine solche Annahme. Oder der Turgor könnte auf irgend welche Weise in allen Zellen gleichzeitig gesteigert werden, und dadurch die Cuticula sprengen. Dieser, im Experimente realisirbare, in der Natur vielleicht auch gelegentlich realisirte Fall soll nachher besprochen werden. Vorher jedoch ein anderer, der sowohl in der Natur wie im Experiment die weitaus häufigste Erscheinung ist.

1. Dem Zerfall geht eine aus einseitiger Durchbiegung der Querwände ersichtliche Turgordifferenz der zwei auseinanderfallenden Nachbarzellen vorauf.

Es sei gleich bemerkt, dass solche Turgordifferenz in all den Fällen, die das Interesse der Forscher in erster Linie erregten, die wirkende Bedingung ist, sei es dass physikalische oder chemische Agentien angewandt wurden. Man findet zwar vielfach die Angabe, dass bei Application dieser Mittel die beiden Querwandlamellen sich unter Reissen der Cuticula gleichzeitig gegeneinander vorwölbten. Eine genauere Beobachtung ergiebt jedoch, dass vorher stets ein einseitiges Durchbiegen erfolgte; ausserdem dass fast stets der einseitige Turgorschwund zunächst durch das Absterben einer Zelle bedingt wird. Für eine *Spirogyra* mit gefalteten Querwänden hat Klebs neuerdings diese Erscheinung richtig beschrieben [1]).

Um jedoch unklarer Gefühlsmechanik zu entgehen, müssen wir das Einreissen der Cuticula, an der Hand von Schema 3 noch

1) Auch bei Strasburger (I, p. 63) findet sich Aehnliches ausgeführt.

mechanisch begründen. Denn in Folge des einseitigen Turgorschwundes wird der Zug an der Cuticula nicht vermehrt, sondern vermindert. Der Grund für das Einreissen der Cuticula ist der, das die Angriffsrichtung des Turgors geändert wird. Wie eine Flüssigkeitsmenge hat auch die unter dem Binnendrucke stehende mit elastischer Haut umkleidete Zelle das Bestreben, bei gleich bleibendem Volum ihre Oberfläche auf ein Minimum zu bringen, d. h. sich abzurunden (Strasburger, I, p. 57); kann sie nun durch den in der benachbarten Zelle plötzlich schwindenden Turgor diesem Bestreben theilweise nachkommen, so entwickeln sich, wie Schema 3 es besser als Worte zeigt (cf. die Pfeile) scheerende Kräfte auf die Cuticula, denen diese nicht widerstehen kann, sondern abreisst und durch den nun einsetzenden Hebeldruck der Querwandkuppen weiter zerrissen wird. Es ist klar, dass je plötzlicher der Turgor schwindet, um so besser der Effect sein wird, weil bei allmählichem Nachlassen des Turgors einer Zelle die Cuticula sich unter Umständen der geänderten Inanspruchnahme wird anpassen können.

Ist die von Turgorverlust betroffene Zelle eine Endzelle, so wird sie zunächst abgestossen; liegt sie in der Mitte des Fadens, so werden sich die Querwände der beiden Nachbarinnen in sie hineinwölben und sie abdrücken.

Doch braucht — und hierin liegt zweifellos auch die grosse biologische Bedeutung des Vorganges — der Zerfall nicht auf diese zuerst betroffenen Querwände beschränkt zu bleiben, er kann sich vielmehr successive auf die benachbarten übertragen, und so kann u. U. ein ganzer Faden, sobald an einer Stelle ein Riss erfolgte, in die einzelnen Zellen zerlegt werden. Falls diese Fortleitung eine schnelle ist, kann der allgemeine Zerfall scheinbar gleichzeitig erfolgen (Strasburger, I, p. 57).

Auch hierfür ist die Erklärung sehr einfach: Durch das Hervorwölben der bei dem Zerfall frei werdenden Querwand wird auch die Querwand am andern Ende der Zelle in Mitleidenschaft gezogen, und sich einseitig durchwölben, ebenso die folgenden, nur jeweilen in dem Maasse geringer, als die Entfernung von der ursprünglichen Rissstelle wächst[1]). Reicht nun, wie das bei gut zerspringenden Fäden Regel ist, das Maass der Durchbiegung zum

1) Diese mit der Entfernung von der turgorlos gewordenen Zelle abnehmende Durchbiegung der Querwände ist besonders gut beim Tödten einer Zelle eines nicht zerfällbaren Fadens zu beobachten. Cf. z. B. das instructive Bild bei Pringsheim (Taf. XI, Fig. 1).

Zerreissen der Cuticula auch an der, dem ersten Riss abgewendeten Ende der Zelle aus, so kann sich natürlich der Riss von Wand zu Wand fortsetzen. Hiermit ist die mechanische Erklärung für die Erscheinung gegeben, dass u. U. ein Faden vollkommen in seine einzelnen Zellen zerfallen kann.

In seinen Einzelheiten kann nun der Zerfall, d. h. der mehr oder minder plötzliche Turgorschwund durch Tödtung oder Schädigung einer Zelle leicht beobachtet werden, z. B. gelingt es, eine Zelle durch Zerquetschen zu tödten, und so zu isoliren. Am übersichtlichsten jedoch gestaltet sich der Zerfall nach Insolirung einer Zelle mit concentrirtem Sonnenlicht nach Pringsheim's bekannter Methode. Ich entwarf mittelst des Abbé'schen Beleuchtungsapparates ein „Sonnenbild" in eine Zelle, am geeignetsten für diesen Zweck ist eine recht lange Zelle von *Spirogyra Weberi*, und zwar ist es gleichgiltig, ob der Zellkern mit beleuchtet wird oder nicht. Nach ca. 2 Minuten ist das bekannte Abbleichen erfolgt, ohne dass sich zunächst etwas ändert. Nach einiger Zeit jedoch biegen sich die Querwände der besonnten Zelle nach dieser hindurch und sie wird abgestossen. Entweder ist sie dann sofort schlaff und todt, ihre Querwände bleiben dann dauernd nach innen gestülpt, oder der Riss erfolgte, ehe ihr Turgor auf Null gesunken war; es stülpen sich dann nach dem Abreissen auch ihre Querwände nach aussen vor, und dies Vorstülpen kann so unmittelbar auf das der Nachbarzelle folgen, dass es beinahe gleichzeitig zu erfolgen scheint. Wie oben auseinandergesetzt, können dann weitere Zellen abgegliedert werden, ohne natürlich durch die vorübergehende Deformirung geschädigt zu sein. Was aber die erste Zelle anlangt, so blieb sie in meinen Versuchen nie am Leben. Nach längerer oder kurzer Zeit starb sie ab; selbst wenn die Durchleuchtung nicht bis zum vollkommenen Abbleichen getrieben worden war. Uebrigens ist auch die Zeit, die von der Insolation bis zum Turgorschwund verstreicht, eine wechselnde; sie kann wenige Minuten, bis gegen eine Stunde betragen.

Pringsheim freilich gab eine wesentlich andere Erklärung für den Vorgang: er nahm eine Wirkung der Sonnenstrahlen auf die Membran an; dies trifft jedoch nicht zu, denn der Erfolg ist ganz derselbe, wenn man den Brennpunkt auf eine Querwand und die Enden zweier Zellen fallen lässt. Beide Zellen sterben dann ab und werden isolirt, doch zeigt die Membran an der Beleuchtungsstelle keinerlei Veränderung.

Gardiner (l. c.) giebt an, durch Sonnenlicht ohne Concentration den Zerfall erzielt zu haben. Mir gelang dies auch bei solchem Material nicht, das lange vorher verdunkelt worden war. Vielleicht spielte in Gardiner's Versuch ein Absterben einzelner Zellen mit hinein.

Auf ganz dieselbe Weise, wie sie eben geschildert ist, erfolgt nun der Zerfall durch eine grosse Zahl anderer Mittel; nur ist vielfach der Erfolg nicht ganz so eindeutig, da bei manchen eine chemische Wirkung auf die Membran nicht sicher zu eliminiren ist, und ausserdem die Wirkung sich nicht nur auf eine, sondern auf alle Zellen des Präparates erstreckt, und sich nur verschieden schnell äussert. Wenn also in dem eben behandelten Fall die Turgordifferenz sicher auf einseitiger Senkung des Turgors beruht, so ist in den nun folgenden Fällen stets die Möglichkeit einer Turgorerhöhung einzelner Zellen zu berücksichtigen.

Erwärmung des Präparates (Gardiner, p. 365) bewirkt ein Zerfallen, doch erst wenn die Temperatur so hoch getrieben wird, dass einzelne Zellen absterben. Der Mechanismus ist also derselbe, wie bei der intensiven Durchleuchtung; möglicher Weise spielt aber hier auch eine Beeinflussung der Cuticula durch die Wärme mit (Ambronn, Ber. d. D. Botan. Gesellsch. 1888). Der mikroskopische Anblick ist ganz derselbe, wie er eben geschildert wurde. Gleichgiltig ist, ob man schneller oder langsamer erwärmt, ob man das Material vorher hell oder dunkel, kalt oder warm gehalten hat. Reizreactionen o. ä., an die in Analogie mit den durch Temperaturwechsel ausgelösten Reizbewegungen höherer Pflanzen hätte gedacht werden können, spielen somit keine Rolle. Eine Complication gegen den vorhin erwähnten Versuch besteht, wie gesagt, nur darin, dass eine Turgordifferenz nicht ohne Weiteres als Folge des Nachlassens des Turgors einer Zelle, sondern auch als Folge der Turgorerhöhung der anderen auftreten könnte. Dagegen spricht jedoch erstens die mikroskopische Beobachtung: ich konnte nie beobachten, dass eine Zelle gleichzeitig ihre beiden Querwände in ihre Nachbarzellen hinein vorstülpte. Ausserdem wurden plasmolysirte Mougeotien unter dem Mikroskop angewärmt; eine etwaige Turgorerhöhung anzeigende Ausdehnung des Protoplasten war nicht zu constatiren, höchstens kurz vor dem Absterben eine geringe Aufblähung.

Inductionsschläge (Gardiner, Pfeffer) wirken ebenso. Auch hier schwindet der Turgor einzelner Zellen, und der weitere

Zerfall beginnt. Viel Mühe wurde hier besonders auf die Aufhellung der Frage verwandt, ob die zuerst im Turgor nachlassenden Zellen, von denen also das Reissen ausgeht, sich nachher wieder erholen können, oder ob die Turgorschwankung stets als Vorstufe des Todes zu betrachten ist. Eine sichere Entscheidung ist fast unmöglich, weil bei schlecht reagirendem Material Schläge von so hoher Spannung verwendet werden müssen, dass alles bald abstirbt, bei besser reagirendem der Vorgang so lebhaft ist, dass es kaum möglich ist festzustellen, an welchen Punkten das Zerspringen begonnen hat. Da man jedoch stets einzelne Zellen absterben sieht (nämlich nicht mehr nach der Tractirung mit Inductionsschlägen plasmolysiren kann), dürfte von diesen der Zerfall ausgehen, und die lebendig bleibenden nur in Folge der darauf folgenden Durchbiegung ihrer Wände, ohne vorherige Turgorsenkung abgesprungen sein.

Jedoch ist es natürlich auch möglich, dass auch solche Zellen, die eine Turgorsenkung durchmachten, sich wieder erholen können, denn bekanntlich kann man durch Inductionsschläge und andere Mittel noch ganz andere Umwälzungen in Zellen erzielen, ohne sie dauernd zu schädigen[1]).

Eine grosse Anzahl chemischer Mittel, die zum Theil schon genannt sind, bewirken ferner das Zerfällen; sie können gelöst oder in Dampfform applicirt werden. Gardiner verwendete Kampher, Strychnin, Physostigmin, Chinin, Alkohol; Pfeffer entdeckte Chloroform als geeignetes Mittel, auch Aether, verschiedene Säuren, kurz, alle Stoffe, die ein verschieden schnelles Absterben erzielen, sind mehr oder minder brauchbar. Für jeden giebt es ein Optimum der Concentration. Stark schädliche Stoffe sind in entsprechender Verdünnung zu verwenden, um nicht sofort alle Zellen auf einmal zu tödten.

Eine der elegantesten, jedenfalls auch hübsch objectiv demonstrirbaren Methoden ist die, dass man Jodsplitterchen auf den Boden einer feuchten Kammer legt, in deren Hängetropfen sich die Alge befindet. Man beobachtet das verschieden schnelle Eindringen an der ungleichzeitig schnellen Färbung der Pyrenoïde. Erst wenn

1) Eine solche Turgorsenkung würde zweifellos auf vorübergehendem, mit Exosmose verbundenem Reissen des Plasmaschlauches beruhen. Andere mögliche Erklärungen der Turgorsenkung, die Pfeffer (IV, p. 320 ff.) ganz allgemein für Reizbewegungen discutirt (Auftreten osmotischer Stoffe in der Membran oder Herabminderung des Gehaltes an osmotisch wirkenden Stoffen im Zellsaft) dürften für diesen Fall wohl kaum in Betracht kommen.

diese ziemlich intensiv dunkel wird, erfolgt das Abstossen der betreffenden Zelle unter Turgorschwund.

Die Nachuntersuchung der Klebs'schen Befunde, bezüglich der Wirkung schädlicher Farbstoffe ergab deren Bestätigung: Methylviolett, ein ziemlich schädlicher Farbstoff (Pfeffer, III, p. 184), oder Jodgrün färbt in schwacher (0,0004 %) Lösung nur die Gerbstoffbläschen (Pfeffer, III, p. 218), alles andere bleibt farblos, und die Zellen leben weiter ohne zu zerfallen. Erst wenn man starke Lösungen nimmt, färben sich auch die Membranen intensiv, schliesslich erfolgt der Zerfall und Tod, auch hier nach ungleich schnellem Auftreten des turgorlosen Zustandes.

Im Zusammenhang kann schliesslich die Wirkung von Aether, Alkohol, Chloroform discutirt werden. Wendet man die Mittel concentrirt an, so stirbt natürlich schliesslich nach dem Zerfall alles ab, anderenfalls beschränkt sich der Tod auf einzelne Zellen, von denen sich dann der Zerfall auf die anderen — weiter lebenden — fortpflanzt. Bei der Verwendung dieser Mittel hatte ich ursprünglich den Verdacht, dass vielleicht eine ungleichzeitige Turgorerhöhung einzelner Zellen statt hätte (über die Wirkung des $CHCl_3$ auf den Turgor cf. Pfeffer, I, p. 279). Doch auch hier war nichts davon zu beobachten: es wurden Algen zunächst ziemlich stark mit Lösungen organischer Stoffe[1]) plasmolysirt, dann mit Lösungen gleicher Stoffe, die im selben Raum die gleiche Zahl Molekel, ausserdem aber noch Zusätze von Alkohol, Aether oder $CHCl_3$ enthielten, nachgewaschen. Waren diese Zusätze gering, so erfolgte keine Aenderung, waren sie grösser, so folgte der Tod unter Einschrumpfen, ohne vorherige Ausdehnung des Protoplasten. Denkbar ist a priori natürlich, dass durch die in die Zellen eindringenden Stoffe Dissociationsänderungen der den Turgor bewirkenden Salze und dadurch Turgorschwankungen erzielt werden; nothwendig zum Verständniss der Erscheinung ist aber diese Annahme ebensowenig wie in den früher behandelten Fällen.

Unbedingt zuzugeben ist jedoch die Möglichkeit, dass durch solche und andere Stoffe, z. B. auch Säuren Veränderungen in der Membran, Herauslösung irgend welcher Stoffe und dadurch bedingte Schwächung der Cuticula erzielt wird. Bei der Kleinheit unserer Versuchsobjecte ist eine directe Bestimmung der Zugfestig-

---

1) Nicht anorganische Salze, da diese durch den Alkoholzusatz Dissociationsänderungen erleiden.

keit nicht ausführbar, darum auch diese Frage nicht wohl experimentell zu behandeln.

Dass aber speciell der Alkohol auch auf die Membran wirkt, ist aus der Thatsache ersichtlich, dass vielfach auch isolirte *Mougeotia*-Zellen auf Alkoholzusatz platzen, und zwar meist an der Querwand, oder auch an den Knieen, bei knieförmig gebogenen Zellen, seltener an der langgestreckten Längswand. Hier dürfte Sprödewerden der Membran und Bruch durch den zunächst noch persistenten Turgor Ursache sein; dass andere Kräfte, etwa Aenderungen der Oberflächenspannung in Betracht kommen, glaube ich kaum.

Das Zerspringen scheint übrigens bei Alkohol-, auch Chloroform-Zusatz besonders lebhaft zu sein, doch ist dies zum Theil nur eine, durch die Mischungswirbel zwischen Wasser und Alkohol bedingte Erscheinung, welche die isolirten Zellen durcheinander schleudert, übrigens wohl kaum hinreichende Kräfte entwickelt, um mechanisch durch Auseinanderreissen der Zellen beim Zerfall mitzuwirken.

Lässt man Alkoholdampf wirken, so eliminirt man diese Wirbel fast vollkommen, und das Zerspringen findet dann in gewohnter Weise statt.

Die Beispiele für den Zerfall durch Zusatz noch anderer Stoffe zu häufen, wäre zwecklos, da alle Möglichkeiten über besondere Wirkung einzelner Stoffe in Obigem ziemlich erschöpfend discutirt sein dürften. Um schliesslich nochmals zu illustriren, dass abgesehen von der plötzlichen Turgordifferenz keinerlei Wirkungen auf die Membran oder den Inhalt unerlässlich für den Zerfall sind, registrire ich hier die Beobachtung, die man macht, wenn man plasmolysirten Zellen seitlich langsam Wasser zusetzt: tritt die Plasmolyse ungleich schnell zurück, so drücken sich die zunächst straff werdenden Zellen von den anderen ab, gut reagirendes Material natürlich vorausgesetzt. Auf ungleich schnellem Eindringen plasmolysirender Lösungen dürfte umgekehrt die von De Bary (l. c.) beobachtete Erscheinung beruhen, dass Zusatz von Zuckerlösungen den Zerfall bewirkt.

Ist der Zerfall nun ein so einfach mechanisch erklärbarer, von vitalen Qualitäten unabhängiger, so muss er natürlich auch im sauerstofffreien Raum, sowie nach Anästhetisirung vor sich gehen. Dass dies thatsächlich der Fall ist, lehren folgende Versuche: Zerfall im O_2-freien Raum: *Mougeotia*, in Wasserstoffgas durch Inductionsschläge gereizt, zerfiel ebenso, wie bei O_2-Gegenwart. (Als

Indicatoren für die O_2-Abwesenheit wurden zu der Alge einige, lebhaft schwärmende Stentoren gebracht, die nach kurzer Zeit zur Ruhe kamen, während ihre Flimmerbewegung zunächst noch anhielt. (Schliesslich erfolgt Zerplatzen der Thiere.) Der Versuch kann bemängelt werden, weil Platinspitzen den Sauerstoff sehr festhalten (Kühne, Zeitschr. f. Biologie 1897, p. 56) und ausserdem weil die Platinelektroden bei der einfachen Ausführung nicht ganz unpolarisirbar sind. Einwandsfreiere Versuche wurden derart hergestellt, dass auf dem Boden der feuchten Kammer ein Jodsplitterchen in eine kleine Menge Wachs eingeschmolzen wurde, und die *Mougeotia* im Hängetropfen beobachtet wurde. Nach dem Entfernen des O_2 [Testobject waren Blattfragmente von *Vallisneria*, deren Strömung nach einiger Zeit sistirte, worauf noch etwa doppelt so lange Zeit Wasserstoff[1]) durchgeführt wurde] ward das Wachsstückchen von aussen vorsichtig geschmolzen. Das herausdiffundirende Jod brachte die Alge zum Zerfall.

Die Anwendung von Anästheticis ist etwas schwierig, da solche ja schon allein den Zerfall auslösen. Immerhin gelang es, durch vorsichtigen, allmählichen Chloroformzusatz einen Theil der Zellen im Zusammenhang zu belassen, die dann durch kräftige Inductionsschläge zerfällt wurden. Auch hier wurde zur Controle ein Stück eines *Vallisneria*-Blattes, dessen Zellen bald ruhig werden, dem Präparate beigefügt.

2. Der Zerfall erfolgt auf Grund eines in allen Zellen gesteigerten Turgors.

Der Mechanismus ist hier ein äusserst durchsichtiger; durch Steigerung des Turgors erhöht sich der Längszug auf die Cuticula, die, sobald die Grenze ihrer absoluten Festigkeit überschritten wird, einreisst. Diese Art des Zerfalls, bei welcher also aus der Erhöhung der Spannkraft in den Algenfäden der Zerfall resultirt, tritt an Wichtigkeit gegen den unter 1. erwähnten, wesentlich auf

1) Entwickelt aus Zn und H_2SO_4, gewaschen mit MnO_4K und KOH; vor der feuchten Kammer befand sich ein Gefäss, dessen Boden mit KOH bedeckt war, und an dessen Seitenwand innen eine kleine mit Pyrogallussäure gefüllte Röhre mittelst Siegellack angeklebt war. Nachdem der H_2 ca. $^1/_2$ Stunde durchgeleitet war, wurde der Siegellack von aussen geschmolzen und die herabfallende und in der KOH sich lösende Säure verfärbte dieselbe kaum mehr.

Gestaltsveränderung der Zellen beruhenden ausserordentlich zurück, bietet überhaupt vielleicht gar kein biologisches Interesse, höchstens ein gewisses mechanisch-physiologisches, und kann daher mit wenigen Worten abgemacht werden. In literarischer Hinsicht sei erwähnt, dass manche Forscher gleichsinnig und gleichmässig veränderten Turgor fälschlicher Weise als Erklärung da annahmen, wo thatsächlich Turgordifferenz den Zerfall auslöst. Ferner sei darauf hingewiesen, dass Klebs (III, p. 331) für *Hormidium nitens* Men. diesen Modus des Zerfalls annimmt, und ihn durch Bedingungen, die den Turgor steigern (Fortdauer der Assimilation bei gehindertem Wachsthum) experimentell herbeiführte.

Der mikroskopische Anblick ist hier natürlich im Gegensatz zu oben, ein derartiger, dass beide Lamellen der Querwand sich gleichzeitig gegeneinander vorwölben.

Am sichersten gelang mir eine plötzliche Steigerung des Turgors derart, dass ich *Mougeotia*-Fäden, am günstigsten erwies sich eine kleine Form (*M. glyptosperma?*), in 4 % Glycerin einlegte; nach kurzer Zeit war die Plasmolyse zurückgegangen. Setzt man nun Wasser zu und sorgt dafür, dass dies möglichst gleichzeitig eindringt, so beobachtet man ein äusserst lebhaftes Auseinanderspringen.

Eine verwandte Methode der Turgorerhöhung ist bekanntlich die, die Algen längere Zeit in concentrirten Lösungen zu kultiviren, in welchen dann wahrscheinlich in Folge regulatorischer Stoffbildung der Turgor auf der nöthigen Stärke gehalten wird, meist sogar eine Ueberregulation des Turgors eintritt[1]). Durch Einlegen solcher Fäden in Wasser müsste dann der Zerfall erfolgen. Es gelang mir zwar ganz gut, *Mougeotia genuflexa* an $^1/_{10}$ bis $^2/_{10}$ Normallösungen von NaCl zu gewöhnen. Auch trat die erwartete Turgorsteigerung, gleichzeitig jedoch Wandverdickungen und sonstige Abnormitäten ein, die das Material für unseren Zweck entwertheten. Weitere Versuche wurden nicht angestellt, da der erwähnte Glycerinversuch die Frage ja principiell schon erledigt hatte[2]).

---

1) Eschenhagen, Diss., Leipzig 1889. — Stange, Botan. Zeitung 1892, p. 253.

2) Erfahrungen über Anpassung von *Mougeotia* an NaCl cf. Richter (l. c.). — Als Curiosum sei erwähnt, dass in concentrirten Lösungen nicht selten „falsche Verzweigungen" zu beobachten waren: einzelne Zellen in der Mitte eines Fadens waren abgestorben; die Nachbarin war mittelst Vorstülpen ihrer Querwand in die todte hineingewachsen und war dann seitlich durch die Längswand der abgestorbenen durchgebrochen.

III.

Biologie des Zerfalles.

Den Abschluss möge eine kurze, zusammenfassende Behandlung der Biologie des Zerfalles bilden; denn wenn derselbe auch noch so prompt durch Alkohol, Inductionsschläge und andere Mittel erzielt werden kann, so drohen doch den Algen von diesen in der Natur keine Gefahren, und darin, dass wir im Zerfall wirklich eine Anpassungserscheinung vor uns haben, sind, wie erwähnt, alle Autoren einer Meinung.

Das biologische Charakteristicum des Baues unserer Algenfäden ist, dass sie natürlich unter dem Einflusse mechanischer Insulte, starker Wasserbewegung u. s. w. ebenso leicht zerrissen und zerquetscht werden wie andere, dass der Riss jedoch nie die Zellen selbst verletzt, vielmehr die Cuticula, welche einen Ort geringsten Widerstandes bildet, allein trifft, und die isolirten Zellen dadurch an günstigere Orte geschafft werden können. Es ist eine Anpassungserscheinung, ebenso gut wie die vielen anderen von Klebs (III, p. 11 ff.) studirten, z. B. die, dass *Vaucheria clavata* durch Zerschneiden oder allgemeiner, mechanische Verletzungen zur Schwärmsporenbildung angeregt wird, dass *V. repens* dasselbe thut, sobald sie unter Wasser gesetzt wird, worauf die enteilenden Schwärmer, in der freien Natur wenigstens, dem Verderben zu entrinnen Gelegenheit haben. Um ein Geringes durchsichtiger ist der Vorgang des Zerfalles der Conjugaten nur insofern, als bei den meisten anderen Fortpflanzungsprocessen die dieselben auslösenden Bedingungen zwar vielfach ebenso leicht realisirbar und teleologisch verständlich sind, der Mechanismus, der ausgelöst wird, jedoch, weil allzu complicirt, noch fast überall in undurchdringliches Dunkel gehüllt erscheint, während bei dem Zerfall nicht nur die Auslösung leicht erzielt, sondern auch der Mechanismus der durch den Turgor in Spannung gesetzten Zellen durchsichtig erscheint, wenn natürlich auch eine etwas tiefer dringende Untersuchung über die Herstellung und Erhaltung dieses Mechanismus ebenfalls sofort auf schwierig zu analysirende Verhältnisse stossen würde. —

Der Versuch, durch lebhaft bewegliche Thiere, die dem Präparate zugesetzt wurden (Flagellaten, Copepoden u. s. w.) den Zerfall zu erzielen, misslang zwar, doch kann man sich den biologischen Effect der Zerfällbarkeit dadurch leicht ad oculos demonstriren, dass man Fäden einer leicht zerfallenden und einer nicht zerfallen-

den Art auf dem Objectträger zu zerschneiden sucht, wobei Zellen der letzteren Art vielfach zerquetscht werden, solche der ersteren jedoch unter Zerfall seitlich ausweichen und unbeschädigt bleiben.

Die wichtigste biologische Bedeutung liegt jedoch zweifellos darin, dass einzelne Zellen, die absterben und leicht zu Fäulnissheerden werden können, wie räudige Schafe aus einer Heerde ausgestossen werden. Ob, falls das Absterben durch einbeissende Thiere erfolgt, mit der lebhaften Schnellbewegung gleichzeitig eine Schreckwirkung erzielt wird, bleibe dahingestellt.

Es schliesst sich hier die Frage an, ob auch andere, oben in mechanischer Hinsicht beleuchtete Vorgänge in der Natur realisirbar sind, z. B. die, ob gelegentlich aus inneren Ursachen eine, vom Zerfall gefolgte allgemeine Turgorerhöhung aller Zellen eintreten kann. An sich wäre das natürlich denkbar, wenn auch im Experiment nichts, was dafür spräche, beobachtet werden konnte. Dass beim Uebergang aus brackigem Wasser in süsses der Turgor aus rein physikalischen Gründen steigt und eventuell hierdurch der Zerfall eingeleitet werden könnte, braucht nicht weiter erörtert zu werden.

So beschränke ich mich auf Hervorhebung einiger thatsächlich in der Natur beobachteter Fälle, in denen Turgordifferenz der Zellen vorliegt und vielleicht beim Zerfall mitwirkt. Zuerst sei daran erinnert, dass die Endzelle oft rhizoidartig auswächst und gleichzeitig an Turgor etwas nachlässt; sie illustrirt die Thatsache, dass die äussersten Zellen coloniebildender Pflanzen, die, wie Göbel (p. 21) ausführt, von den inneren sich in Folge dieser räumlichen Anordnung gelegentlich morphologisch unterscheiden, auch physiologische Unterschiede aufweisen können. Möglicher Weise hängt die Erscheinung damit zusammen, dass die Endzelle mit nachlassendem Turgor abgegliedert wird, und ihre Entfernung den weiteren Zerfall, wie das oben Ausgeführte ergiebt, nach sich zieht. Thatsächlich kann solch' lange Zelle besonders leicht mit der Präparirnadel unter dem Mikroskop entfernt werden, und häufig sieht man dann eine weitere Zelle nach der andern sich abschnellen, bei gutem Material den Eindruck eines in kurzen Zwischenräumen feuernden Schnellfeuergeschützes machend.

Bekannt ist ferner, dass die sich zur Conjugation anschickenden Zellen vorher ihren Turgor senken (Klebs, III, p. 247). Vorausgesetzt, dass hierdurch eine Loslösung der copulirenden Zellen erreicht wird, läge eine weitere schöne Anpassung vor, insofern als die Zygoten auf den Grund der Gewässer gelangen, während die

steril weiter wachsenden Fäden an Luft und Licht bleiben. Vielleicht liegt hierin ein Grund dafür, dass so selten Zygoten der *Mougeotia genuflexa* anzutreffen sind, weil Zellen, die solche bilden, sofort aus dem Verband verschwinden, doch müssen noch andere Factoren mitwirken, da auch in Kulturgefässen Zygoten am Grunde nie zu beobachten waren. Vielleicht ist die Geschlechtsthätigkeit durch die Bildung vegetativer Dauerzellen in den Hintergrund geschoben.

Dass übrigens die fertilen Zellen zum Mindesten nicht immer abgegliedert werden, zeigen Abbildungen (De Bary, Taf. III u. a.) und auch Herbarmaterial. Vielleicht ist der Turgorschwund ein so langsamer, dass die Cuticula nicht einreisst. Bei *Spirogyra Weberi* bleiben offenbar aus demselben Grunde vielfach copulirende Zellen mit sterilem, auch bei sonst leicht zerfallendem Material in Verbindung; es zeigt dann die Querwand Durchstülpung nach der zygotenführenden Zelle, ausserdem nicht selten eigenartige Verdickungen u. s. w. Die Querwand, welche zwei zygotenführende Zellen trennt, zeigt ihre Falten unverändert.

Schliesslich sei kurz noch die von uns nicht weiter untersuchte Frage aufgeworfen, ob vielleicht die Cuticula an der Stelle, wo sie zwei Querwandlamellen verbindet, mit dem Alter dieser Querwand allmählich an Festigkeit verliert und schliesslich auf diese Weise ohne äussere Anstösse an solchen Stellen der Zellverband sich löst[1]). Oben haben wir schon hervorgehoben, dass solche Wandveränderungen vielleicht bei dem allmählichen Zerfall der Zellen, die zur Dauerform übergehen, mitwirken.

Wie dem auch sei, soviel ist jedenfalls gewiss, dass durch den Uebergang zu solchen Dauerzuständen, ferner durch mannigfache ungünstige Kulturbedingungen die Algen in einen Zustand trägen Wachsthums übergehen, in dem sie den Zustand der Zerfällbarkeit, der ihnen bei flottem Wachsthum in freier Natur so vortheilhaft ist, verlieren, und zwar nicht etwa aus Mangel an Turgescenz, sondern in Folge eigenthümlicher Membranveränderungen; wie z. B. ein Vergleich stickstoff- und phosphorfreier Kulturen von *Mougeotia* demonstrirt. Fehlte der Stickstoff, so wuchsen die Fäden zunächst voll kräftig weiter, die Membran blieb normal, die Alge konnte leicht zum Zerfall gebracht werden. Anders,

1) Einige Beobachtungen verschiedener Autoren deuten auf solch eine Möglichkeit hin.

falls Phosphor fehlte: Das Wachsthum war dann fast immer sofort sistirt, und die Membran bot mannigfache Abweichungen vom normalen Bau, die das Zerspringen vereitelten. Trotzdem war der Turgor in den phosphorarmen Zellen eher höher, als in denen, welchen der Stickstoff mangelte, — ein Specialfall der Erscheinung, deren wir oben schon gedachten, dass der Turgor mit lebhaftem Auswachsen etwas nachlässt.

Abgesehen von derartigen und ähnlichen ungünstigen Kulturverhältnissen ist aber in guten Kulturen der bis jetzt behandelten Arten ein gewisses Alter der betreffenden Querwand die einzige Bedingung für die Spaltbarkeit.

Anders verhalten sich viele Spirogyren, Zygnemen und sonstige Vertreter der Conjugaten, deren Zellen in guten Lebenslagen fest zu Fäden zusammenhalten. Dasselbe gilt dementsprechend auch für gute Kulturen dieser Arten, in welchen die Fäden durch Mittel, welche *Mougeotia* u. ä. sofort zerfällen, nicht in ihre Zellen zu zerlegen sind. Bedingt ist dies im Wesentlichen durch den festeren Bau der Wandung. Da ist es denn interessant zu beobachten, dass einzelne derselben, vielleicht so gut wie alle, durch gewisse Kulturbedingungen in denselben Zustand übergeführt werden können, den sich die *Mougeotia* für ihr ganzes Leben zu Nutzen macht. Sie werden, so zu sagen durch Schaden klug. Ganz besonders geeignet für die Untersuchung dieser Verhältnisse erwies sich mir z. B. eine mitteldicke *Spirogyra* mit meist einem Chlorophyllband, ebenen Querwänden, und ohne Gallerthülle. Auch *Spirogyra longata* Kg. ist brauchbar, übrigens wie erwähnt vielleicht ziemlich alle Arten bei geeigneter Variation der Kulturbedingungen. Wurden diese Formen unter Bedingungen, die ihnen nicht recht zusagten, kultivirt, z. B. bei zu geringer Lichtintensität, bei saurer Reaction der Nährlösung[1]), bei Kalkmangel u. s. w., so gingen sie in einen Zustand über, in welchem sie durch Jod, Alkohol u. s. w. in die Zellen zergliedert werden konnten.

Entsprechend änderte sich auch das mikroskopische Bild: die Zellwand war ausserordentlich dünn, der Inhalt kümmerlich geworden. Der Turgor hatte sich auf der alten Höhe gehalten. Schliesslich folgte weitgehendes Absterben, dem natürlich mehr oder minder vollständiger Zerfall vorhergeht. Man hatte den Eindruck, als ob die Zellen sich förmlich in den Tod hineinwüchsen.

---

1) Molisch, Ernährung der Algen II, Wien 1896.

Aehnliches haben viele Autoren schon beobachtet, z. B. Bokorny (p. 321), der in Kulturen, welche Natriumphosphat, statt Kaliumphosphat enthielten, den Zerfall eintreten sah.

Zum Schluss noch zwei Worte über *Spirogyra orthospira* Näg., von deren Zellen Strasburger berichtet, dass sie sich unter bestimmten Bedingungen, z. B. wenn die Lebensverhältnisse günstigere werden, mit einem Ruck separiren. Bezüglich aller Einzelheiten des Membranbaues, besonders auch der Abwerfung eines ringförmigen Cuticulafetzens mit anhängenden Resten der Intercellularmasse, die für diese Art bezeichnend ist[1]), sei auf die Strasburger'schen Mittheilungen verwiesen, mit dem Bemerken, dass hier für Untersuchungen über Wachsthum und Membranbau im Lichte neuerer Erfahrungen ein sehr günstiges Object vorzuliegen scheint.

Ich beschränke mich bei dieser Art auf folgende kurze Hinweise: ich konnte den Zerfall stets in Kulturen constatiren, bevor diese unter Fäulnisserscheinungen zu Grunde gingen. Immerhin sind die Bedingungen noch näher zu präcisiren, da auch ein Absterben der Fäden ohne jegliche Neigung zum Zerfall nicht selten ist.

Zerfallende Zellen sind länger gestreckt, als die guter Kulturen, weil die Theilungen träge werden. Auch enthalten die Zellen relativ spärlich Chlorophyll. Der Turgor sinkt oder steigt nicht, auch an der Membran sind in die Augen fallende Aenderungen nicht zu sehen, höchstens Quellungserscheinungen der Gallertschicht, die vielleicht der Wirkung von Bakterien zuzuschreiben ist.

Uebrigens findet der Zerfall entweder zwischen zwei lebenden, oder häufiger zwischen einer lebenden und todten Zelle statt. Dass diese Isolirung, wie in den Versuchen Strasburger's, ruckweise geschieht, konnte ich bei dieser Art nie beobachten. Vielmehr fand sie in meinen Kulturen immer langsam statt, und ein, wie es scheint, durchgreifender Unterschied zu allen bisher discutirten Fällen findet sich nur insofern, als mit dem Zerfall Wachsthum der Querwand Hand in Hand geht und offenbar den Zerfall mit bedingt,

1) Der im optischen Längsschnitt als gleichschenkliges Dreieck imponirende Zwickel, dessen Basis der Theil der Cuticula ist, der die Zelle verbindet, dessen Schenkel durch die Abschnitte der Cellulosewand, welche aus den Längs- in die Querwände umbiegen, gegeben sind, ist hier so mächtig entwickelt, dass der ringförmige Riss der Cuticula ein doppelter ist. Dadurch wird bei Trennung der Zellen ein Cuticularring frei, der um so breiter ist, je grösser die Basis des Dreieckes war, d. h. je vollkommener die Querwand schon ausgebildet war. Bei *Mougeotia* und *Spirogyra Weberi* u. s. w. ist der Riss der Cuticula nur ein einfacher ringförmiger, und von einer freiwerdenden Intercellularmasse o. ä. ist nichts zu sehen.

wie das Strasburger in solchen Fällen sah, in welchen er Zellen zerschnitt, und dann die Isolirung der durchschnittenen Zellhälfte erfolgen sah.

Somit zeigen die Beobachtungen so viel, dass der Zerfall nicht immer auf dieselbe Weise vor sich zu gehen braucht, und dass nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern auch bei derselben Art unter verschiedenen Bedingungen derselbe schliesslich resultirende biologische Effect durch die mannigfachsten Mittel erzielt werden kann.

Literatur.

A. de Bary, Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.

J. Behrens, Zur Kenntniss einiger Wachsthums- und Gestaltungsvorgänge in der vegetabilischen Zelle. Botan. Zeitung 1890.

Th. Bokorny, Einige Beobachtungen über den Einfluss der Ernährung auf die Beschaffenheit der Pflanzenzelle. Biolog. Centralbl., Bd. XII, 1892.

O. Borge, Ueber die Rhizoidenbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen. Upsala 1894.

K. Göbel, Organographie der Pflanzen I. Jena 1898.

W. Gardiner, On the power of contractility exhibited by the protoplasma. Ann. of bot., I, 1888, p. 362.

G. Klebs,
- I. Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen, II, 2, 1886.
- II. Beiträge zur Biologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Ibidem, II, 3, 1888.
- III. Ueber die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

W. Pfeffer,
- I. Pflanzenphysiologie, I. Aufl. Leipzig 1881.
- II. Pflanzenphysiologie, II. Aufl. Leipzig 1897.
- III. Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen, II, 2, 1886.
- IV. Beiträge zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen. Leipzig 1890.
- V. Studien zur Energetik. Leipzig 1891.

N. Pringsheim, Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction. Jahrb. f. wiss. Botanik, XII, 1881.

Richter, Ueber Anpassung der Süsswasser-Algen an Kochsalzlösungen. Flora 1892.

E. Strasburger,
- I. Ueber Zellbildung und Zelltheilung, 2. Aufl. Jena 1876.
- II. Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882.

W. West and G. West, Observations on the Conjugatae. Ann. of bot., XII, 1898.

Die Transpiration in den Tropen und in Mittel-Europa.

Von

E. Giltay.

II.

Haberlandt hat gegen meine in dieser Zeitschrift publicirte Abhandlung[1]) in einer neuerdings erschienenen Schrift[2]) Bedenken erhoben, die in vorliegenden Zeilen Besprechung finden mögen, zumal da ich über das erwähnte Thema einiges Neue mitzutheilen habe.

Zunächst muss ich noch einmal zurückkommen auf die Versuchsanordnung Haberlandt's, wobei er seine Pflanzen den Sonnenstrahlen entzogen hatte. Er meint, dies wäre nothwendig, weil die „weitaus überwiegende Mehrzahl der Laubblätter im tropischen Regenwalde nicht direct besonnt sei".

In erster Linie könnte ich dieser Aeusserung die Beschreibung entgegenhalten, welche der Verfasser selbst vom tropischen Urwalde giebt. Er sagt nämlich in seiner „Eine botanische Tropenreise" auf p. 229 ganz deutlich bei der Beschreibung des Regenwaldes von Tjibodas: „In der That sind die meisten Tropenbäume, mit unseren europäischen Waldbäumen verglichen, spärlich belaubt, und beschatten schon deshalb den Boden in geringerem Maasse. Dazu kommt noch, dass, während bei unseren Bäumen die Blätter meist so orientirt sind, dass sie möglichst viel Licht auffangen und in Folge dessen auch abhalten, die Blätter der Tropenbäume, um eine zu starke Besonnung hintanzuhalten, so ungemein häufig eine geneigte oder selbst senkrechte Lage annehmen und so einen grossen Theil des Lichtes ungehindert zwischen sich durchlassen.

---

1) Vergleichende Studien über die Stärke der Transpiration in den Tropen und im mitteleuropäischen Klima. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, Heft 4, p. 615 ff.

2) Ueber die Grösse der Transpiration im feuchten Tropenklima. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXI, Heft 2, p. 273 ff.

Auch durch Reflexion seitens der glänzenden Blattspreiten wird eine beträchtliche Lichtmenge hinab in das Dickicht des Unterholzes geworfen. Dazu kommt noch die lockere Verästelung und Verzweigung der Kronen, so dass eine »gewisse, ganz eigenthümliche Durchbrochenheit« der Laubmassen resultirt, welche eine weitgehende Durchleuchtung des ganzen Waldes in hohem Maasse begünstigt."

Aus dieser Beschreibung ginge ja hervor, dass der tropische Urwald viel lichter ist als der europäische. Schon hieraus dürfte gefolgert werden, dass es eine sehr unvollkommene Versuchsanordnung ist, die Pflanzen, die in den Tropen auf Transpiration untersucht werden sollen, der directen Einwirkung der Sonne zu entziehen. Denn warum betrachtet Haberlandt gerade den Schatten als den normalen Zustand, worin sich die Blätter der Pflanzen befinden, indem doch der tropische Wald seiner eigenen Aussage nach so „locker verästelt und verzweigt" und so durchleuchtet ist?

Ausserdem giebt es natürlich sowohl in den Tropen wie hier eine grosse Anzahl Blätter, welche unabhängig von jeder Verästelung und Verzweigungsweise den directen Sonnenstrahlen ausgesetzt sind. Ich wage nicht das Verhältniss zu schätzen, soviel ist jedoch sicher, dass sowohl hier als in den Tropen die obere Schicht des Waldes direct insolirt ist.

Es ist natürlich durchaus nicht meine Absicht gewesen, der Thatsache zu widersprechen, dass im Waldesdunkel unter dem beschirmenden Blattdache die Transpiration in den Tropen sehr gering ist. Habe ich doch selbst durch meine Versuche im Walde zu Tjibodas davon Belege geliefert! Ich habe aber zugleich betont, dass man sehr irre geführt werden würde, wenn man diese Transpiration als die maassgebende betrachten wollte. Nicht diese Transpiration ist es, welche in erster Linie das Maass des Wasserverlustes grösserer Vegetationscomplexe beherrschen wird. Was ein ganzer Wald an Wasser verliert, wird natürlich in erster Linie von der Stärke der Verdampfung in den oberen direct insolirten Schichten abhängen. Wenn man den ganzen Wald als grossen Organismus betrachtet, dann wäre die Transpiration unter dem Blattdache mit der Transpiration der an die Intercellularen des Blattgewebes grenzenden Schichten vergleichbar, der Verlust der oberen Schichten des Waldes dagegen mit dem Wasserverlust durch die Stomata und durch die Epidermis hindurch. Es ist aber deutlich, dass es auf Letzteres hauptsächlich ankommt.

Ich bleibe also der Meinung, dass, wenn es gilt die Stärke der Transpiration der Wälder zweier Landstriche zu vergleichen, wir in erster Linie die Stärke der Verdampfung des direct besonnten Blattes zu vergleichen haben.

Wenn Haberlandt bemerkt, dass er bezüglich Pflanzen, die der directen Insolation ausgesetzt sind, wenigstens an einem Beispiel, dem der Cocospalme, versucht hat, den Werth der Transspiration an einem typischen Tage der Regenzeit zu bestimmen, so muss ich dem entgegenhalten, dass er die diesbezüglichen Versuche, wie alle seine indischen Experimente, mit in Wasser gestellten Pflanzentheilen ausgeführt hat, und dass er die von mir gegen eine solche Versuchsordnung erhobenen Bedenken keineswegs entkräftet hat.

Ich wende mich nun zur Klimafrage. Dabei ist die Hauptsache die Besprechung der Feuchtigkeitsverhältnisse hier und in den Tropen.

In erster Linie muss ich hervorheben, dass Haberlandt meine Besprechung seiner Schrift nicht vollständig begriffen zu haben scheint; doch meine ich ganz deutlich gesprochen zu haben.

Haberlandt hatte in seinen Untersuchungen über das tropische Laubblatt (die Sperrung rührt von mir her) meines Erachtens ohne Grund das Klima zu Buitenzorg geradezu als den Typus eines tropischen Klimas hingestellt. In seiner Tropenreise heisst es p. 115: „Die zahlreichen Transpirationsversuche, welche ich im Buitenzorger botanischen Garten mit den verschiedensten Pflanzen anstellte, haben nämlich zu dem Ergebniss geführt, dass die Transpiration der Gewächse in dem feuchtwarmen Klima Westjavas mindestens um das Zwei- bis Dreifache geringer ist als bei Pflanzen, die in unserem mitteleuropäischen Klima gedeihen.“ Ganz willkürlich wird also das klimatische Verhältniss Buitenzorg's auf Westjava im Allgemeinen übertragen. Dieser Aeusserung gegenüber war ich doch wohl im Recht zu zeigen, dass es in Westjava auch ganz andere Klimate giebt als dasjenige Buitenzorg's, eine Behauptung, die ich näher demonstrirte an dem Klima Batavia's, welcher Ort nur in geringer Entfernung von Buitenzorg liegt. Buitenzorg nimmt geradezu eine Ausnahmestellung ein in Bezug auf Regenfall, wie z. B. sofort hervorgeht aus Woeikoff's „Die Regenverhältnisse des malayischen Archipels“ (Zeitschr. d. österr. Gesellsch. f. Meteorologie, 1885, p. 113 ff.). In der Tabelle in

diesem Aufsatz kommt Buitenzorg mit der höchsten mittleren jährlichen Regenmenge (499 cm) vor. Bei einigen Stationen Westjava's bleibt dieser Werth dagegen unter 200 cm, was also, mit Buitenzorg verglichen, ein sehr grosser Unterschied ist. Dass auch ich meine Transpirationsversuche in erster Linie in Buitenzorg anstellte, geschah zunächst aus dem Grunde, weil sich da nun einmal der botanische Garten befindet und sodann zur Controle der Resultate Haberlandt's. Wenn Haberlandt diesen klimatischen Unterschied gekannt hat, wie natürlich der Fall gewesen ist, dann ist mir die Thatsache, dass er die Resultate seiner Versuche ohne Weiteres auf Westjava im Allgemeinen ausgedehnt hat, um so unbegreiflicher.

Wenn Haberlandt weiter in Bezug auf Buitenzorg sagt, dass die relative Feuchtigkeit in den Monaten Januar und December zwischen 70 und 97 % schwankt, war ich im Recht zu zeigen, dass es in Buitenzorg auch ganz andere Feuchtigkeitsgrade geben kann, denn im Jahre 1896 war zwischen 18. October und 28. November an den 27 Beobachtungstagen das Mittel der relativen Feuchtigkeit um die Mittagzeit 56 %. Wenn auch die Transpiration natürlich nicht von dem Minimumwerth allein beherrscht wird, so ist dieser dennoch für den erwähnten Process von grosser Bedeutung. Uebrigens komme ich sofort zurück auf den Feuchtigkeitszustand im Laufe des Tages.

Ebenso sonderbar ist der Vorwurf, dass ich die relativen Feuchtigkeiten Batavia's und Mittel-Europas für das ganze Jahr verglichen habe. Ich habe dies in dem Haupttext allerdings gethan, und ich meine noch, dass dieser Vergleich bis zu einem gewissen Grade berechtigt ist, denn auch im Winter in Europa, und mehr noch in der trockenen Jahreszeit auf Java findet Transpiration statt. Wenn ich weiter nichts mehr gethan hätte wie dieses, wäre ich jedenfalls noch tiefer in die Sache eingedrungen als Haberlandt. In einer Anmerkung jedoch habe ich zur näheren Beurtheilung der Sache die mittleren relativen Feuchtigkeitsgrade für die Hauptvegetationszeiten October—März für Batavia, und April—September für Mittel-Europa angegeben! Haberlandt scheint sich vorzustellen, dass meine Mittheilung, dass die Veranlassung für diese nähere Vergleichung von aussen gekommen ist, mir viele Mühe gemacht hat, denn er sagt, „obgleich er (G.), wie er in einer Anmerkung zugiebt[1]), darauf aufmerksam ge-

1) Die Sperrung rührt von mir her.

macht worden ist, dass für Mittel-Europa doch nur das Feuchtigkeitsmittel der eigentlichen Vegetationszeit — April bis September — zum Vergleich herangezogen werden könnte.“ Obendrein vergisst Haberlandt anzugeben, dass dieser Vergleich von mir factisch auch ausgeführt wurde!

Noch sonderbarer ist die Behauptung Haberlandt's, dass der Unterschied von 84,8 und 75,6, wie ich ihn zwischen den relativen Feuchtigkeiten in den Hauptvegetationszeiten Batavia's und Utrecht's gefunden hatte, meiner Aussage nach bloss[1]) darauf beruhe, dass es Nachts in Westjava feuchter ist, indem ich doch auf p. 619 meiner Schrift ganz deutlich sage: „Man hat hierbei jedoch zu bedenken, dass die Feuchtigkeit von April bis September in Utrecht zum Theil[1]) gerade deshalb geringer ist, als von November bis April in den Tropen, weil Nachts in den Tropen die Feuchtigkeit grösser ist“[2]).

1) Die Sperrung rührt von mir her.

2) Wie unrichtig Haberlandt citirt, geht noch daraus hervor, dass er mich sagen lässt (p. 285 seiner Schrift), dass in der Zeit zwischen 24. Mai und 14. Juni warmes Wetter geherrscht habe, welcher angeblichen Aeusserung er dann entgegenhält, dass unter meinen 58 Temperaturen 21 vorkommen von bloss 10,4 bis 16,6. Doch sagte ich ganz deutlich (p. 641): „Sie (nämlich meine Experimente) wurden angestellt in einer Zeit, in der es im Allgemeinen trocken, hell und warm war.“ — Ich habe mich nun noch bemüht, diese Angabe ziffermässig zu controliren, und dazu zunächst den Mittelwerth aus den an der höheren landwirthschaftlichen Schule regelmässig um 8, 2 und 8 Uhr aufgenommenen Temperaturen berechnet und dieselben für den Mai zu 14,5 und für den Juni zu 20,6 gefunden. In Utrecht, welche Stadt nur eine Eisenbahn-Stunde von Wageningen entfernt ist, hat man in 40 Jahren die Mitteltemperatur für den Mai zu 13,7 und für den Juni zu 16,8 gefunden. Auch den Regenfall habe ich noch verfolgen können. Im Mai ist in den Beobachtungstagen nur 3,5 mm gefallen, also jedenfalls viel weniger als normal, denn dann hätte ja in derselben Zeit, in Utrecht wenigstens, 16,1 fallen müssen. Im Juni betrug an den Beobachtungstagen dieses Quantum 22,2, was für den ganzen Monat umgerechnet zwar etwas, aber nur sehr wenig geringer wird als normal. Von diesen 22,2 mm kommen aber 13,8 auf einen Tag, und obendrein habe ich Gründe anzunehmen, dass die grösste Menge über Nacht gefallen ist. Auch in Bezug auf meine Angaben über die Trockenheit habe ich also keinen Grund meine Aussage zurückzunehmen. Nur in Bezug auf relative Feuchtigkeit fehlen mir Beobachtungen mit vergleichbaren Instrumenten, denn meine Beobachtungen sind zur Berechnung eines Mittelwerths nicht geeignet wegen des Fehlens der Abendbeobachtung, und das Psychrometer des Instituts ist wahrscheinlich nicht in ganz zuverlässigem Zustande gewesen. In Utrecht sind Mai und Juni, besonders Juni an den Beobachtungstagen bedeutend wärmer gewesen als gewöhnlich, denn der Mittelwerth der Temperaturen war resp. 14,3 und 21,1, welche Werthe von den entsprechenden Zahlen für Wageningen nur wenig abweichen. Auch war es dort in dieser Zeit bedeutend trockener, denn die relative Feuchtigkeit betrug für den Mai 68,5 (normal 71,4) und für den Juni 64,1 (normal 73,3). Ich meine also, dass meine Angabe ganz berechtigt gewesen ist.

Haberlandt hält es ferner wirklich für überflüssig, näher auf die Feuchtigkeitsverhältnisse einzugehen.

Ich bin leider auch in dieser Sache mit Haberlandt durchaus nicht in Uebereinstimmung. Ich komme in diesem Aufsatz noch einmal auf die Frage der Feuchtigkeit in Bezug auf Transpiration in Mittel-Europa und in den Tropen zurück und hoffe dieselbe einen guten Schritt ihrer Lösung näher zu bringen.

In Folge des Aufsatzes Haberlandt's bin ich nämlich bemüht gewesen die Feuchtigkeitsverhältnisse der beiden Erdstriche wieder näher zu vergleichen.

Es fragte sich zunächst, wie ich das auszuführen hätte.

Der absolute Wassergehalt der Luft ist bekanntlich an und für sich von wenig Bedeutung für die Transpiration, aber auch die relative Feuchtigkeit hat nicht die grosse Bedeutung, die man ihr gewöhnlich beimisst. Schon sehr oft wurde darauf aufmerksam gemacht, dass eine und dieselbe relative Feuchtigkeit bei verschiedenen Temperaturen von sehr verschiedener Bedeutung für Verdampfungserscheinungen ist.

Schon sehr oft wurde darauf hingewiesen, aber, wie Dr. Hugo Meyer es treffend ausgedrückt hat[1]), ebenso oft wurde es wieder vergessen. Dass dies in der That so ist, sieht man sofort ein, wenn man sich vergegenwärtigt, dass zwischen 10 und 30° C. 1 cbm Luft ungefähr soviel Gramm Wasserdampf enthalten kann, wie die Zahl anweist, welche seine Temperatur in Grade Celsius angiebt. 1 cbm Luft von 10° C. und 50 % relative Feuchtigkeit enthielte somit 5 g und könnte noch 5 g aufnehmen. Hätte die Luft aber bei derselben relativen Feuchtigkeit eine Temperatur von 30° C., dann enthielte sie 15 g, aber könnte noch 15 g aufnehmen. Es ist also einleuchtend, dass in Bezug auf Verdampfungserscheinungen die Beurtheilung der relativen Feuchtigkeit allein ganz ungenügend ist. Zuerst Wild, sodann Flügge, Deneke und Meyer sind nun bestrebt gewesen[2]) einen anderen Factor einzuführen, der eine bessere Beurtheilung der Verdampfungserscheinungen bei jedem Grad von Feuchtigkeit und Temperatur zuliesse. Dieser Factor ist das Sättigungsdeficit. Nennen wir E den Dampfdruck, wenn die Luft bei einer gegebenen Temperatur gesättigt ist, e den factisch vorkommenden Dampfdruck, dann ist das Sättigungsdeficit $= E - e$, oder auch,

---

1) Untersuchungen über das Sättigungsdeficit. Meteorolog. Zeitschrift, April 1887, p. 113.

2) Vergl. Dr. Hugo Meyer, Ueber den jährlichen Gang der Luftfeuchtigkeit in Norddeutschland. Meteorolog. Zeitschrift 1885, p. 153.

weil die relative Feuchtigkeit e/E ist, = E (1 — relative Feuchtigkeit). Dieser Factor hat von einigen Seiten Bestreitung gefunden, nicht soviel ich wüsste, weil die Verdampfung diesem Factor nicht mit grosser Annäherung proportional liefe, sondern weil man die Sättigungsdeficitzahlen nicht immer mit dem Urtheil des menschlichen „Gefühls“ in Uebereinstimmung sah.

Ich brauche wohl nicht näher darzuthun, dass dies ein sehr missliches Verfahren ist[1]). Die Deficitzahlen sind den Ver-

1) Das menschliche Gefühl für Feuchtigkeit hängt wahrscheinlich von mehreren Factoren ab, deren relativer Werth nicht so leicht zu schätzen ist. Um dies einzusehen, genügt es darauf hinzuweisen, dass das genannte Gefühl doch wahrscheinlich wohl in erster Linie davon abhängen wird, inwieweit der ganze Organismus in einem bestimmten Falle Wasser durch Verdampfung verliert. Nun zerfällt aber unser Verdampfungsverlust in mehrere Theile, deren Werth durchaus nicht immer in demselben Verhältniss zu stehen braucht, nämlich den Verlust durch Lungenathmung, den Verlust der nackten Körpertheile und den Verlust der mit Kleidern bedeckte Theile. Für unseren Zweck genügt es, die beiden ersten näher zu betrachten.

Der Verlust des nackten Körpers wird, so viel die Umgebung betrifft, von dem Sättigungsdeficit der umgebenden Luft abhängen, und zwar von diesem Deficit, berechnet für die gewöhnliche Temperatur der umgebenden Luft. Weil jedoch die Luft, welche die Lungen verlässt, jedenfalls nahezu die Körpertemperatur hat und mit Wasserdampf gesättigt ist, so hängt der Verlust durch die Lungen ab von der Differenz zwischen dem Wassergehalt der Luft, wenn diese bei Körpertemperatur mit Wasserdampf gesättigt ist, und dem thatsächlichen Wasserdampfgehalt der Luft.

Wir können uns nun sehr wohl denken, dass bei geringerem Sättigungsdeficit der Luft der Körper dennoch in einer bestimmten Zeit mehr verliert als bei grösserem Deficit. Dazu ist erforderlich, dass in dem ersteren Fall die Luft kalt sei, so dass die Lungenverdampfung beträchtlich wird gegenüber dem zweiten Fall, wo das Deficit zwar grösser, aber wegen der hohen Temperatur der Verlust durch die Lungen kleiner ist. Die Thatsache, dass die Verdampfung dem Sättigungsdeficit proportional sein könnte, wäre hierdurch natürlich nicht berührt. [Ist z. B. die Capacität eines Athemzuges, wie bei Erwachsenen ungefähr der Fall 500 cm, dann könnte, falls die eingeathmete Luft eine Temperatur von 0° hätte und mit Wasserdampf gesättigt wäre, mit einem Athemzuge nahezu 19,3 mg Wasser aus dem Körper entfernt werden, während, wenn die Temperatur 30° C. und die relative Feuchtigkeit 50% wäre, diese Quantität nur 14,2 mg betragen könnte*).] Obendrein wird unser „Feuchtigkeitsgefühl“ sehr von verschiedenen Nervenzuständen abhängen können, die einerseits den Körperzustand ändern und hierdurch die Verdampfung objectiv beeinflussen können, andererseits aber auch unsere subjective Vorstellung von dem Feuchtigkeitszustand modificiren können.

Diese Sache ist also jedenfalls sehr verwickelt und kann daher nicht ohne Weiteres zur Beurtheilung der Berechtigung der Einführung des Sättigungsdeficits herangezogen werden.

Wie vorsichtig man mit der Verwerthung unserer Sinneseindrücke über trocken und feucht sein muss, mag noch aus Folgendem erhellen.

*) Berechnet mit der Tabelle auf p. 14 in Jellnek's Anleitung zur Ausführung meteorologischer Beobachtungen nebst einer Sammlung von Hilfstabellen. Wien 1895.

dampfungszahlen ungefähr proportional oder sie sind es nicht. Ist Ersteres der Fall, dann müssen ohnehin alle Gefühlsresultate in Wegfall kommen, um nicht zu sprechen von anderen Sachen, die auch schon zur Bestreitung des Sättigungsdeficits herangezogen wurden, wie schnelles Rosten des Eisens, schnelles Wachsthum der Pilze in warmen Klimaten und dergleichen, alles Dinge, die bei vorhandenem Minimum der Feuchtigkeit, welches thatsächlich für diese Erscheinungen nothwendig ist, doch ebensowohl auf günstiger Temperatur beruhen können.

Ich war deshalb überzeugt, dass zur genaueren Beurtheilung des Feuchtigkeitsgrades in den Tropen und in Mittel-Europa das Sättigungsdeficit herangezogen werden müsste, und habe mir deshalb die Mühe gegeben, den Mittelwerth dieser Grösse für 10 Jahre für einen Ort in den Tropen und einen in Mittel-Europa zu berechnen.

Zunächst war es die Frage, welche Orte für die Vergleichung verwendet werden sollte. Für die Tropen war es natürlich Batavia, wegen der ausgezeichneten meteorologischen Station, die sich dort befindet, und weil dieser Ort in West-Java gelegen ist, welche Gegend uns wohl in erster Linie interessirt. Für Europa war es weniger leicht eine Station zu finden, denn dieselbe sollte zur Berechnung der Mittelwerthe für den Tag stündlich ermittelte relative Feuchtigkeits- und Temperatur-Zahlen geben, und dies ist für eine Periode von 10 Jahren nur mit sehr wenigen Stationen der Fall. Es wurde Paris für den Vergleich gewählt.

Weil der Vergleich auf pflanzliche Verdampfung Bezug hat, wurde die Zeit, worin die Vegetation im Allgemeinen ruht und

---

Neugebackenes Brot besitzt bekanntlich eine eigenthümliche Weichheit, es erscheint feucht; nach einiger Zeit verliert es dies und wird anscheinend trocken. Doch hat schon Boussingault gezeigt, dass diese Aenderung wenigstens in der ersten Zeit nicht die Folge ist von einem Wasserverlust, denn der Wassergehalt ist in der ersten Zeit bei altbackenem Brot ebenso gross wie bei frischem; die Sache muss also auf irgend welcher „molekularen" Aenderung beruhen.

Aus ähnlichen Gründen kann ich auch die Erscheinung, dass Tabak in Franz-Josephs-Land in dürre Staubtheilchen zerfällt, nicht als einen Beleg für die Trockenheit des Klimas betrachten. Es könnte dies auch die Folge einer molekularen Veränderung sein, welche z. B. durch die niedrige Temperatur hervorgerufen wäre. Das Erstere wäre nur der Fall, wenn direct nachgewiesen werden könnte, dass der Tabak unter den erwähnten Umständen sehr an Wasser verliert.

somit die Verdampfung im Grossen und Ganzen viel geringer ist, ausgeschaltet. Es kam somit zunächst nur die eigentliche Vegetationszeit in Betracht, für welche auf Java die Monate November bis inclusive April und für Mittel-Europa die Zeit von April bis inclusive September verwendet wurde. Weiterhin musste aber, der viel geringeren Transpiration wegen, auch die Nachtzeit in Wegfall kommen. Ich meine natürlich nicht, dass für alle Pflanzen die Transpiration in den nicht in Betracht gezogenen Perioden so gering sein sollte. Eine Pflanze, der sehr viel Bodenwasser zur Verfügung steht, kann auf Java auch in der trockenen Monsunzeit stark transspiriren. Vielleicht giebt es auch Pflanzen, die in der Nacht viel mehr Wasser verlieren, als uns bis dahin bekannt ist. Jedenfalls ist aber für die von mir untersuchten Pflanzen dieses Quantum in den ausgeschalteten Perioden an beiden Orten sehr gering oder sogar Null. Was gewöhnliche Verhältnisse betrifft, wird jedoch die gewählte Zeit das Richtige, soweit dies bis dahin vorausgesagt werden kann, ziemlich genau treffen. Als zum Tage gehörig wurden alle Stundenbeobachtungen nach Sonnenaufgang und vor Sonnenuntergang betrachtet. Zur Vereinfachung der Berechnung wurde die Zeit des Sonnenaufgangs in der Mitte des Monats als für den ganzen Monat giltig betrachtet.

Die erforderlichen Daten wurden den Annuaires publiés par le bureau des longitudes und der „Regeeringsalmanak", herausgegeben von der Niederländischen Regierung, entlehnt.

Es wurde die Zeit, für welche das mittlere Deficit berechnet wurde, wie gesagt auf 10 Jahre festgestellt. Diese letzteren wurden ganz willkürlich gewählt, und zwar 1883—1892 für Paris und 1887—1896 für Batavia.

Natürlich wäre es eine sehr grosse Arbeit gewesen, die wirklichen Mittelwerthe für alle Beobachtungsstunden zu berechnen. Deshalb wurde die Sache etwas vereinfacht, indem ich die in den erwähnten Jahrbüchern gegebenen Mittelwerthe für alle in einem Monat an einer bestimmten Stunde wahrgenommenen Temperaturen und relativen Feuchtigkeitszahlen verwendete. Diese Methode gilt dann natürlich ganz streng für einen idealen Ort in Mittel-Europa und auf Java, wo die Temperatur und Feuchtigkeit, statt auch noch die täglichen Schwankungen aufzuweisen, innerhalb des Monats an jedem Tag zur selben Stunde genau die Temperatur und die Feuchtigkeit gehabt hätte, wie es der betreffende Mittelwerth angiebt.

Der Mittelwerth sämmtlicher Deficitzahlen betrug nun für Paris 5,2 und für Batavia 5,6; somit war das Deficit zu Batavia noch etwas grösser als zu Paris.

Ich bin mir sehr wohl bewusst, dass diese Zahlen keine absolute Bedeutung haben. Einmal wird der wirkliche Betrag des Deficits an beiden Orten etwas anders gewesen sein, weil bei unserer Betrachtungsweise die täglichen Schwankungen an einer gewissen Stunde in einem bestimmten Monat unberücksichtigt geblieben sind. Dass die hierdurch entstandene Ungenauigkeit jedenfalls nicht sehr gross ist, geht schon aus einer etwas anderen Berechnungsweise hervor, indem ich für die angegebene 10jährige Periode für die beiden Orte das Deficit auch noch so berechnet habe, dass ich den Mittelwerth der Temperatur und so auch der relativen Feuchtigkeit ermittelte und für dieselben, sowohl für Paris wie für Batavia, das Deficit bestimmte. Ich fand dann für Paris 4,6 und für Batavia 5,6 [1]).

Andererseits aber bedenke man, dass wir eigentlich mit der genauen Deficitzahl zu Batavia und Paris gar nichts zu thun haben. Batavia und Paris bilden nur Beispiele für ein Klima in einer gewissen grösseren Gegend. Ich meine daher, dass die von mir befolgte Methode durchaus berechtigt ist und zu folgendem Schlusse nöthigt:

Der Wassergehalt der Atmosphäre in Verband mit der Temperatur ist in den Tropen verglichen mit Mittel-Europa derart, dass jedenfalls die Verdampfung der freien Wasseroberfläche im Allgemeinen nicht sehr grosse Verschiedenheiten aufweisen kann. Wenn man auch die Länge des Tags mit in Betracht zieht, könnte sich der oben gefundene Unterschied zu Gunsten der Verdampfung in Europa noch etwas ändern, aber auch wegen der langsameren Steigung der Sonne in Europa erscheint es sehr fraglich, ob der Einfluss dieses Umstandes so gross werden könnte, dass die totale Verdampfung zu Paris grösser werden könnte, als zu Batavia, im Gegensatz zu der Transpiration in der Zeiteinheit, welche dem Deficit ungefähr proportional

1) Ich hatte die Berechnung des Deficits für Batavia schon lange beendet, als ich im Jahrgang 1895 der Observations made at the magnetical and meteorological observatory at Batavia die genaue Berechnung des Deficits für die verschiedenen Stunden des Tages der Monate der Jahre 1865—1895 genau berechnet fand. Mit diesen Daten habe ich das Deficit für dieselbe Zeit wie oben berechnet und dafür 5,47 gefunden, also eine Zahl, die von dem oben Gegebenen nur sehr wenig abweicht.

sein muss und thatsächlich zu Batavia grösser gefunden wurde. Dass aber auch in diesem Falle der Unterschied der totalen Transspiration niemals sehr gross werden könnte, wird Jedem deutlich sein.

Es könnte natürlich auch noch die Frage aufgeworfen werden, in wie weit Paris und Batavia Orte sind, die dem mittleren Klima der Gegenden, die ich untersuchen wollte, genügend nahe kommen. Haberlandt hat die Bemerkung gemacht, dass der Titel meines Aufsatzes dem Inhalt nicht entspreche, indem ich Beobachtungen über tropische und mitteleuropäische Verdampfung mittheilen wollte und nicht bemerkt haben soll, dass Wageningen nicht zum mitteleuropäischen sondern zum atlantischen Klima gehört.

Es ist dies der einzige Punkt in der ganzen Bestreitung Haberlandt's — wie ich des Weiteren unten noch zeigen werde — worin ich Haberlandt einigermassen Recht geben kann. Nach Hann's Eintheilung ist dies allerdings der Fall, und um weiteren Irrthümern vorzubeugen, habe ich jetzt auf dem Titel statt von „Verdampfung im mitteleuropäischen Klima“ von „Verdampfung in Mittel-Europa“ gesprochen. Haberlandt wird mir jedoch zugeben müssen, dass dies ein „Fehler“ von ausserordentlich geringer Bedeutung war.

Um dies darzuthun, weise ich zunächst auf die kleine Abhandlnng M. Snellen's, des Hauptdirectors der meteorologischen Station zu Utrecht (de Bilt) hin, über „le climat des Pays-Bas“, wo er p. 2 des Sep.-Abdruckes, unter „Remarques générales“ sagt: d'après la division de Hann les Pays-Bas appartenaient au domaine atlantique. Nous devons cependant observer que l'influence de l'océan n'est pas aussi considérable qu'on pourrait se l'imaginer; elle est mitigée par la grande Bretagne qui est située à l'ouest, et dont nous ne sommes séparés que par la Manche, très étroite en plusieurs endroits, et la Mer du Nord“. Betrachten wir aber die meteorologischen Daten, auf die es hier hauptsächlich ankommt, etwas näher. Haberlandt stellte seine europäischen Beobachtungen in Graz an. In seiner letzten Abhandlung über die Grösse der Transspiration theilt er die mittlere relative Feuchtigkeit für diesen Ort in den Jahren 1891—1896, für die Monate April bis September, mit. Der Werth war 73,9. In Utrecht, also gerade in der Mitte Hollands, betrug die relative Feuchtigkeit in den Jahren 1884—1893 75,6 %. Für Graz finde ich in Hann's Klimatologie die mittlere Temperatur für April zu 9,9 angegeben, und die des Juli zu 19,8. Für Utrecht sind diese Werthe 9,3 für April und 18,4 für Juli.

Es sind dies Unterschiede, die so klein sind, dass sie oft genug von klimatischen Differenzen innerhalb desselben Gebietes bedeutend übertroffen werden. So finde ich z. B. in Hann's Klimatologie die folgenden mittleren Temperaturen für die erwähnten Orte, die alle im atlantischen Klima im Sinne Hann's gelegen sind, angegeben:

Ort:	Seehöhe m:	April:	Juli:
North Unst	50	5,4	11,6
Thurso	15	6,8	13,5
Aberdeen	31	6,8	14,2
Cambridge	12	9,2	17,6
Paris	34	9,8	18,1
Dyon	230	11,4	20,8
Lyon	280	11,8	21,2
Toulouse	180	11,4	21,4

Hier folgen auch noch einige Orte aus dem mitteleuropäischen Klimagebiet Hann's, bei denen ich auch die relativen Feuchtigkeitszahlen nach Meyer[1]) erwähnt habe:

Ort:	Seehöhe:	April:		Juli:	
		Temperatur	Relative Feuchtigkeit	Temperatur	Relative Feuchtigkeit
Königsberg	23	5,4	75	17,3	74
Klaussen	143	5,5	78	17,6	74
Emden	10	7,4	79	17,0	77
Breslau	147	7,8	70	18,6	68
Berlin	48	8,5	69	19,0	67
Trier	150	9,5	67	18,5	69

Es sind also innerhalb eines und desselben Klimas noch grosse Unterschiede vorhanden. Ausserdem werden die beiden Klimate charakterisirt durch Besonderheiten, die zum Theil in die Wintermonate fallen[2]), also in die Zeit welche für die Transpiration gerade vom geringsten Gewicht ist.

Ich meine, deshalb, dass Paris sehr wohl für den Vergleich dienen kann. Jedenfalls bin ich überzeugt, dass die klimatischen Unterschiede der Vegetationsmonate zwischen Paris, Utrecht und Graz nicht grösser sind, als diese Unterschiede zwischen mehreren anderen Orten, die nach Hann in demselben klimatischen Gebiet vorhanden sind.

---

1) Ueber den jährlichen Gang der Luftfeuchtigkeit in Norddeutschland. Meteorolog. Zeitschrift, Mai 1885, p. 156.

2) Hann, Handbuch der Klimatologie, 2. Aufl., p. 115.

Ich komme nun zu den Verdampfungsbestimmungen selbst.

In erster Linie begreife ich nicht recht, was es zur Sache thut, dass ich Alter und Grösse meiner Versuchspflanzen nicht angegeben habe, da sie natürlich in Wageningen und Buitenzorg von übereinstimmender Grösse waren.

Namentlich ist mir aber ganz undeutlich, wie Haberlandt dazu kommt, meine Verdampfungsversuche in Tjibodas, „wo der tropische Regenwald in seiner grössten Ueppigkeit gedeiht“ [1]), geradezu als Typus für tropische Verdampfungen hinzustellen. Tjibodas liegt doch in ca. 1500 Meter Höhe, an der Grenze der gemässigten und der kühlen Region auf dem Nord-Abhang des Gedeh. Die erwähnte Ueppigkeit bedeutet natürlich nur, dass die Vegetation niemals bestimmt ungünstigen Umständen ausgesetzt ist, so dass einmal Entstandenes sich nicht zeitweilig gegen Unbilden zu vertheidigen hat, und ungestört weiter wachsen kann. Ueber die Schnelligkeit der Entwickelung der Vegetation besagt dieselbe nichts Näheres. Factisch ist es in Tjibodas, wie schon erwähnt, kühl, es herrscht dort eine Temperatur, „die dem schönsten Maiwetter entspricht“ [2]). Natürlich geht es nun durchaus nicht an, die Verdampfung an einem solchen Ort zu vergleichen mit der Transpiration an Stellen in Mittel-Europa, die im Tiefland gelegen sind. Wäre dies zulässig, dann könnte man auch erklären, dass auf dem Gipfel des Mont-Blanc ein sehr gemässigtes Klima herrsche. Will man das Klima zweier Gegenden vergleichen, dann muss man dazu doch zwei Stellen von ungefähr übereinstimmender Höhe verwenden.

Ich finde also durchaus keine Bestätigung der Meinung Haberlandt's in der Thatsache, dass ich zu Tjibodas die Transpiration zu 0,39 g per Stunde und 1 qdm gefunden habe, konnte diese Thatsache als solche auch nicht erwähnen und thue dies auch jetzt nicht. Im Gegentheil, ich wusste im Voraus, dass die Verdampfung zu Tjibodas weniger betragen würde als in Buitenzorg, sowie es mir natürlich auch im Voraus bekannt war, dass in dem Walde, unter dem beschirmenden Blattdache die Verdampfung wieder bedeutend geringer ausfallen würde.

Haberlandt meint weiter, es sei ein Fehler, dass ich meine Verdampfungsversuche in Wageningen nicht im Hochsommer, sondern in der Zeit zwischen 23. Mai und 14. Juni ausführte. Im Juli und August hätte ich zweifellos höhere Resultate erhalten.

---

1) Haberlandt, l. c., p. 285.

2) Haberlandt, Tropenreise, p. 212.

Ueber diesen Punkt kann ich kurz sein.

Schon vor Erscheinen der Abhandlung Haberlandt's wurden von meinem Schüler J. C. van Schouwenburg und von mir neue Transpirationsbestimmungen ausgeführt, in der Absicht, den Einfluss des Entblätterns näher zu verfolgen. In der Zeit zwischen 14. Juni und 24. Juli standen immer zwei *Helianthus*-Pflanzen unmittelbar nebeneinander, die Töpfe wie früher beschrieben, gegen Insolation und Verdampfung beschützt. Ganz wie früher wurden dieselben Nachts und bei Regen unter ein beschirmendes Glasdach gefahren, übrigens standen sie ganz frei über einer Grasfläche der Sonne ausgesetzt. Den zu vergleichenden Pflanzen wurden gewöhnlich zuerst ihre Blätter belassen. Sodann wurde das eine Exemplar in verschiedenem Grade entblättert.

Weil sich Haberlandt besonders für den Juli interessirt, gebe ich für diesen Monat in nachfolgender Tabelle (p. 492—499) die Resultate in extenso.

Wie man sieht, war der Einfluss sogar einer starken Entblätterung gering. Die beiden Serien gaben ein nahezu übereinstimmendes Resultat. Ausserdem weicht dieses von dem früher erhaltenen fast gar nicht ab: im Juli ist in beiden Serien die mittlere Verdampfung pro Stunde und Quadratdecimeter successive 0,57 und 0,61 g. Für den Juni waren die Zahlen 0,58 und 0,51 g (Mittelwerth von 14 Beobachtungstagen).

Ich will hiermit wiederum natürlich nicht gesagt haben, dass ich im Juli immer dasselbe Resultat erhalten würde, ebensowenig als ich früher behauptet habe, dass der damals mitgetheilte Mittelwerth genau den Werth vorstellt, der in einer längeren Periode gefunden werden würde. Ich würde mich also durchaus nicht wundern, wenn ich in einem anderen Juli statt 0,6 g 0,5 oder 0,7 g erhielte. Es sind dies Abweichungen, die nur verschwinden werden, wenn statt der 18 Beobachtungen, die Haberlandt mittheilt oder der 74, die ich gebe (die früher mitgetheilten nicht mitgezählt) vielleicht einige Hunderte, über mehrere Jahre vertheilt, verwendet werden können.

Endlich habe ich von den Experimenten, die Haberlandt in seiner letzten Abhandlung mittheilt, noch etwas zu sagen.

Dieselben gaben das Resultat, dass im Mittel 0,73 g pro Stunde und Quadratdecimeter Blattfläche verdampft wurde. Haberlandt sagt nun, dass dieser von ihm erhaltene Werth fast doppelt so gross sei, als der von mir gefundene Transpirationswerth in

Tjibodas. Nun beträgt dieser Werth für Tjibodas 0,39. Zweimal 0,39 ist 0,78, und die Differenz zwischen dieser und der Haberlandt'schen Zahl ist also 0,05. Den Grad dieser Differenz deutet Haberlandt also mit „fast" an. Ich habe dagegen nichts zu erinnern. Zugleich aber sagt er, dass die Differenz zwischen seiner Verdampfungszahl für Graz und der meinigen für Wageningen und Buitenzorg „ansehnlich" sei; diese Differenz wäre jedoch nur 0,13, wobei man bedenken wolle, dass in meinen Zahlen gewöhnlich keine zweite Decimale vorkommt, so dass von Haberlandt's Mittelwerth eigentlich nur die erste Decimale verwendet werden darf, so dass sich diese „ansehnliche" Differenz eigentlich noch auf 0,1 g reducirt! —

Auf der letzten Seite seiner Abhandlung bespricht schliesslich Haberlandt eine Sache, auf die ich gleichfalls noch zurückkommen muss.

Haberlandt hatte aus der in den Tropen angeblich allgemein vorkommenden, aber von mir bestrittenen kleinen Transpirationsgrösse gefolgert, dass dieselbe ein schwerwiegendes Argument lieferte gegen die noch immer sehr verbreitete Annahme, dass der Transpirationsstrom als Vehikel der Nährsalze für die Ernährung der grünen Landpflanze von massgebender Bedeutung sei.

Dem habe ich entgegengestellt, dass selbst in der Voraussetzung, dass die Transpiration in den Tropen wirklich so gering sei, als Haberlandt meint, dann diese Sache doch durchaus nicht zu jener Schlussfolgerung berechtigt.

In seiner letzten Abhandlung sagt nun Haberlandt, dass es merkwürdig sei, „dass alle Autoren, welche gegen meine Ansicht, bezüglich der niedrigeren Transpiration im feuchten Tropenklima aufgetreten sind, sich zugleich auch als Anhänger der Lehre von der hervorragenden Bedeutung, resp. Unentbehrlichkeit der Transspiration für den Transport der Nährstoffe in der grünen Pflanze zu erkennen geben". Es ist diese Aussprache wieder ein Beweis, wie oberflächlich Haberlandt meine Schrift gelesen hat.

Woraus geht denn hervor, dass ich ein Anhänger sei dieser von Haberlandt bestrittenen Lehre? Wenn er meint, mit einer Theorie X sei das Factum Y streitig, und wenn ich dagegen behaupte, erstens dass das Factum nicht richtig ist, und zweitens, dass wenn es richtig wäre, es mit der Theorie X nicht nothwendig im Streite zu sein brauche, dann lässt sich dies doch sehr wohl vereinigen mit der Voraussetzung, dass ich dennoch — aus anderen Gründen — von der Theorie X kein Anhänger bin.

Serie I[1]). — Pflanze 1a.

Datum	Stunde St. M.	Verdampfung pro Stunde und 1/2 qdm Unterfläche + 1/2 qdm Oberfläche	Relative Feuchtigkeit °/o	Temperatur °C.	Sonnenschein St. M.	Topfgewicht g	Blattoberfläche qcm	Anmerkungen und Regen mm
30. Juni	4.35		69			4039,6		0,3
1. Juli	8			19				0
	10.15	0,47				3963,1		
	10.25					4035,1	1662	
	2		65	25,2	2.5			
	4.10					3927,3		
	4.25					4039,2		
	8			18,3				
2. Juli	8			17,2				0
	11.20	0,24				3984,7		
	11.40					4041,3		
	2		86	18,2	0.0		1734	
	4.15					3997,3		
	4.45					4040,6		
	8			16,8				
3. Juli	8			17,0				0
	11.40	0,35				3942,9		
	11.50					4037,4		
	2			19,4	3.0		[1775][2])	
	4.40					3987,2		
	5					4035,2		
	8			16,6				
4. Juli	8			16,2				0
	12	0,39				3912,6		
	12.5					4041,4	1816	
	2		58	16,8	2.0			
	4.45					3997,1		
	4.50					4039,8		
	8			13,3				
5. Juli	8	0,40		15,6				0
	2		55	17,4				
	4.5				3.0	3865,5	(1861)	

1) Die relativen Feuchtigkeitszahlen wurden mit dem Assmann'schen Psychro- von Negretti und Zambra angefertigten Jordan'schen „Sunshine recorder" registrirt; sämmtlicher Temperaturen ist 19,5° C., was von dem Mittel langjähriger Beobachtungen

2) Wo die Oberflächenzahlen zwischen Klammern stehen, sind dieselben durch

Serie II. — Pflanze 1b.

Datum	Stunde St. M.	Verdampfung pro Stunde und 1/2 qdm Unterfläche + 1/2 qdm Oberfläche	Relative Feuchtigkeit %	Temperatur °C.	Sonnenschein St. M.	Topfgewicht g	Blattoberfläche qcm	Anmerkungen und Regen mm
30. Juni	4.40		69			4482,0		0,3
1. Juli	8			19				0
	10.35	0,58				4339,8		
	10.40					4488,3	1953	
	2		65	25,2	2.5			
	4.15					4360,0		Abwechselnd ein Blatt weggenommen und eins stehen gelassen.
	5					4470,9		
	8			18,3				
2. Juli	8			17,2				0
	11.40	0,23				4443,7		
	11.45					4481,2		
	2		86	18,2	0.0		951	
	3.50					4459,5		
	4.15					4483,9		
	8			16,8				
3. Juli	8			17,0				0
	11.50	0,41				4419,2		
	12					4485,7		
	2			19,4	3.0		[978][2])	
	4.50					4458,3		
	5.5					4479,8		
	8			16,6				
4. Juli	8			16,2				0
	12	0,45				4400,7		
	12.5					4479,5		
	2			16,8	2.0		1005	
	4.45					4469,6		
	4.50					4480,6		
	8			13,3				
5. Juli	8	0,55		15,6				0
	2		55	17,4				
	4.10				3.0	4349,6	(1009)	

meter ungefähr in der Mitte des Tages bestimmt. Der Sonnenschein wurde mit einem dieser Apparat war auf demselben Wagen, der die Töpfe trug, aufgestellt. Das Mittel für den Juli zu Utrecht (18,4°) nicht viel abweicht.

Interpolation gefunden, sonst durch directe Bestimmung.

Serie I. — Pflanze 1a (Fortsetzung).

Datum	Stunde St. M.	Verdampfung pro Stunde und 1/2 qdm Unterfläche + 1/2 qdm Oberfläche	Relative Feuchtigkeit %	Temperatur °C.	Sonnenschein St. M.	Topfgewicht g	Blattoberfläche qcm	Anmerkungen und Regen mm
5. Juli	4.20					4039,3		
	8			14,0				
6. Juli	8	0,17		16,2				0
	2			17,2				
	4.35		89		0.30	3962,2	1905	
	5.10					4038,8		
	8			13,6				
7. Juli	8	0,38		15,0				7,8
	2			17,0				
	4.5		56		7.0	3878,0	(1920)	
	4.45					4041,3		
	8			14,2				
8. Juli	8	0,42		16,0				1,1
	2			21,4				
	2.20				10.30	3867,2	(1935)	
	2.45					4044,0		
	8			15,1				
9. Juli	8			15,7				0
	9.30	0,42				3952,6		
	10.15					4048,2		
	2			19,3	4.10		1952	
	3.45					3932,3		
	4.20					4041,7		
	8			15,6				
10. Juli	8			16,1				0
	2	0,40		20,2				
	2.10				5.30	3882,5	(1970)	
	2.30					4040,3		
	3.45					4015,6		
	8			16,9				

Ende dieses Versuches.

Serie II. — Pflanze 1b (Fortsetzung).

Datum	Stunde St. M.	Verdampfung pro Stunde und 1/2 qdm Unterfläche + 1/2 qdm Oberfläche	Relative Feuchtigkeit %	Temperatur °C.	Sonnenschein St. M.	Topfgewicht g	Blattoberfläche qcm	Anmerkungen und Regen mm
5. Juli	4.20					4482,0		
	8			14				
6. Juli	8	0,21		16,2				0
	2			17,2				
	4.35				0.30	4430,5	1013	
	5.5					4480,7		
	8			13,6				
7. Juli	8	0,50		15,0				7,8
	2			17,0			(1025)	Nun wurden alle Blätter entfernt bis auf einige kleine an der Spelze des Stengels.
	3.30		56		7	4365,3		
	4					4466,7	73	
	8			14,2				
8. Juli	8	0,41		16,0				1,1
	2			21,4		4458,4	(90)	
	2.35				10.30	4467,8		
	2.55							
	8			15,1				
9. Juli	8			15,7				0
		0,42						
	2			19,3	4.10		107	
	4.25					4456,5		
	4.40					4470,2		
	8			15,6				
10. Juli	8			16,1				0
	2	0,56		20,2				
					5.30		(125)	
	3.50					4454,0		
				16,9				

Ende dieses Versuches.

Serie I. — Pflanze 2a.

Datum	Stunde St. M.	Verdampfung pro Stunde und ½ qdm Unterfläche + ½ qdm Oberfläche	Relative Feuchtigkeit %	Temperatur °C.	Sonnenschein St. M.	Topfgewicht g	Blattoberfläche qcm	Anmerkungen und Regen mm
11. Juli	8			17,2				0
	2		48	23,7				
	3.15				11	4486,1	426	
	8			18,2				
12. Juli	8			18,9				0
	10.20					4444,8		
	10.35					4483,6		
	2	0,82	52	24,4	9.0		(442)	
	3.45					4436,7		
	3.55					4485,1		
	8			17,9				
13. Juli	8	1,09		20,6				0
	2		38	21,7				
	3.45				9.0	4366,0	458	
	3.55					4445,9		
	8			19,8				
14. Juli	8	1,05		21,2				0
	2			25,3				
	3.50		31		10.0	4323,3	485	
	4					4485,0		
	8			19,3				
15. Juli	8	1,09		20,3				0
	2			25,7				
	3.30		31		11	4356,3	532	
	3.45					4487,2		
	8			17,9				
16. Juli	8	0,73		16,6				0,1
	2			22,4				
	3.50		58		7.45	4394,0	532	
	4.10					4487,3		
	8			18,3				
17. Juli	8	0,58		15,8				0
	2			23,2				
	3.45		69		1.45	4417,9	547	

Serie II. — Pflanze 2b.

Datum	Stunde St. M.	Verdampfung pro Stunde und ½ qdm Unterfläche + ½ qdm Oberfläche	Relative Feuchtigkeit %	Temperatur °C.	Sonnenschein St. M.	Topfgewicht g	Blattoberfläche qcm	Anmerkungen und Regen mm
11. Juli	8			17,2				0
	2			23,2				
	3.15		48		11	4444,5	381,6	
	8			18,2				
12. Juli	8			18,9				0
	10.20					4400,5		
	10.35					4439,7		
	2	0,93	52	24,4			(420)	
	3.45					4388,9		
	3.55					4439,3		
	8			17,9				
13. Juli	8	1,08		20,6				0
	2			21,7				
	3.15		38		9.0	4325,0	450	
	3.30					4440,0		
	8			19,8				
14. Juli	8	1,09		21,2				0
	2			25,8				
	3.55		31		10.0	4308,5	495	
	4.25					4443,8		
	8			19,3				
15. Juli	8	1,09		20,3				0
	2		31	25,7				
	3.55				11	4307,0	527	Die unteren drei Blätter und die der Spitze stehen geblieben, sonst dieselben fortgenommen.
	4.25					4438,6		
	8			17,9				
16. Juli	8	0,79		16,6				0,1
	2			22,4				
	3.50		58		7.45	4389,5	300	
	4.10					4438,0		
	8			18,3				
17. Juli	8	0,58		15,8				0
	2			23,2				
	3.15		69		1.45	4397,7	302	

Serie I. — Pflanze 2 a (Forsetzung).

Datum	Stunde St. M.	Verdampfung pro Stunde und 1/2 qdm Unterfläche + 1/2 qdm Oberfläche	Relative Feuchtigkeit %	Temperatur °C.	Sonnenschein St. M.	Topfgewicht g	Blattoberfläche qcm	Anmerkungen und Regen mm
17. Juli	4					4498,3		
	8			17,6				
18. Juli	8	0,71		16,4				0
	2			22,7				
	3.25		51		7.25	4405,1	561	
	3.40					4496,6		
	8			17,0				
19. Juli	8	0,76		14,0				0
	2		49	22,8				
	3.10				8.45	4392,6	584	
	3.30					4498,2		
	8			18,2				
20. Juli	8	0,60		17,2				3,1
	2			24,8				
	3.15		65		4.45	4411,5	606	
	3.35					4497,5		
	8			18,0				
21. Juli	8			17,3				2,2
	2	0,49	62	24,7				
	3				2.30	4425,5	632	
	3.15					4499,9		
	8			19,1				
22. Juli	8	0,22		16,9				7,8
	2		?	22,9				
	3.20				2.15	4466,2	652	
	3.40					4498,4		
	8			18,0				
23. Juli	8	0,48		17,8				0,4
	2		68	26,4				
	4				2.0	4419,6	680	
	4.15					4499,5		
	8			17,9				
24. Juli	8	0,65	?	16,2				0
	2			28,6	8.45		701	
	3.30					4393,6		
	8			18				

Serie II. — Pflanze 2b. (Fortsetzung).

Datum	Stunde St. M.	Verdampfung pro Stunde und 1/2 qdm Unterfläche + 1/2 qdm Oberfläche	Relative Feuchtigkeit %	Temperatur °C.	Sonnenschein St. M.	Topfgewicht g	Blattoberfläche qcm	Anmerkungen und Regen mm
17. Juli	8.35					4439,7		
	8			17,6				
18. Juli	8	0,77		16,4				0
	2			22,7				
	3.45		51		7.25	4379,5	325	
	3.55					4440,5		
	8			17,0				
19. Juli	8	0,87		14				0
	2			22,8				
	3.40		49		8.45	4372,5	329	
	3.50					4440,7		
	8			18,2				
20. Juli	8	0,65		17,2				3,1
	2		65	24,8	4.45			
	3.40					4387,7	342	Die zwei unteren Blätter fortgenommen.
	5.0					4433,8		
	8			18,0				
21. Juli	8			17,3				2,2
	2	0,48	62	24,7				
	3.20				2.30	4414,5	180	
	3.30					4434,0		
	8			19,1				
22. Juli	8	0,24		16,9				7,8
	2		?	22,9				
	3.45					4422,4	204	
	4					4433,2		
	8			18,0				
23. Juli	8	0.50		17,8				0,4
	2			26,4				
	4.20		68		2.0	4405,7	227	
	4.35					4433,2		
	8			17,9				
24. Juli	8	0,70		16,2				0
	2			28,6	8.45	4391,8	258	
	3.30							
	8			18				

Ich will hier durchaus nicht gesagt haben, dass dies thatsächlich der Fall ist. Ich habe mich darüber nicht geäussert und es thut auch gar nichts zur Sache.

Ich meine hiermit alle Einwürfe Haberlandt's besprochen zu haben. Zur besseren Uebersicht gebe ich zum Schlusse die Quintessenz meines Standpunktes in den folgenden Sätzen:

1. Die von Haberlandt befolgte Methode der abgeschnittenen Zweige zur Bestimmung der Transpiration ist jedenfalls von unbekannter Genauigkeit, und wahrscheinlich auch von sehr verschiedener Genauigkeit oder vielmehr Ungenauigkeit. Hierzu sind nur sorgfältig ausgeführte Versuche mit eingewurzelten Pflanzen zu gebrauchen.

2. Zur Vergleichung der Transpiration zweier Gegenden ist zunächst dieser Process im Sonnenlichte zu untersuchen.

3. Der Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre ist in Batavia nicht so gross, dass derselbe in Verband mit der Temperatur nicht eine sehr ergiebige Verdampfung der freien Wasseroberfläche ermöglichte. Die Stärke dieser Erscheinung ist in Batavia und an einem Ort von übereinstimmender Seehöhe in Mittel-Europa ungefähr gleich gross; oder vielleicht genauer, die Verdampfung der freien Wasseroberfläche stimmt in Batavia mit derselben Erscheinung in mehreren Orten Mittel-Europas nahezu überein; denn wahrscheinlich ist wegen der reichen Gliederung des Klimas in Mittel-Europa dieser Process an verschiedenen Orten noch durchaus nicht übereinstimmend.

Die öfters angetroffene entgegengesetzte Meinung ist eine Folge davon, dass man in Hinsicht auf die Erscheinung der Transpiration die grosse Bedeutung einer fortwährend hohen Temperatur nicht genügend gewürdigt hat.

4. Daher ermöglicht der Zustand der Atmosphäre in den Tropen den Pflanzen eine Transpiration, die im Allgemeinen von der, welche in Mittel-Europa stattfindet, nicht sehr verschieden ist. Thatsächlich wurde bei unseren Versuchen mit derselben Pflanze (*Helianthus annuus*) in Wageningen und in Buitenzorg die übereinstimmende Verdampfung von 0,6 g pro Quadratdecimeter Blattoberfläche in der Stunde gefunden. Wahrscheinlich würde der Verdampfungsgrad in Indien an anderen Stellen, z. B. in Batavia, höher gefunden werden.

5. Inwieweit die in der freien Natur stattfindende Verdampfung mit der durch den Zustand der Atmosphäre möglichen und in ver-

einzelten Fällen von mir ermittelten übereinstimmen wird, wage ich nicht im Voraus genau zu sagen, denn hier spielt neben dem Zustand von Boden und Luft auch der Bau der Pflanze eine grosse Rolle. Dies wäre nur thunlich, wenn nach derselben zuverlässigen Methode hier und in den Tropen mit zahlreichen Pflanzen verschiedenen Baues unter verschiedenen Umständen zahlreiche Transspirationsbestimmungen ausgeführt würden. Solche Daten sind natürlich erst sehr allmählich zu gewinnen.

Wageningen, im Mai 1898.

Nachtrag.

Haberlandt meint, die Experimente Unger's[1]) hätten ergeben, dass die Verdampfung bei einer ganz jungen, an einem schattigen Ort aufgestellten *Helianthus*-Pflanzen gut 0,8 g pro Stunde und Quadratdecimeter Blattoberfläche sei. Er verwerthet dann diesen Betrag zur Vergleichung mit meinen Resultaten und betont die ansehnlich stärkere Transpiration, welche Unger gefunden hatte.

Es scheint wohl sehr sonderbar, dass ich, der ich doch schon ziemlich zahlreiche Experimente und zwar öfters in der Sonne anstellte, einen noch geringeren mittleren Betrag gefunden hätte, wie Unger im Schatten! Doch ist, glaube ich, die Lösung dieses Räthsels ziemlich einfach. Auf p. 209 der Abhandlung Unger's findet man angegeben, die Versuchspflanze hätte zu Anfang des Versuchs acht entwickelte Blätter mit 229 qcm „Fläche". Haberlandt hat nun ohne Weiteres geschlossen, dies wäre die wirkliche Oberfläche gewesen, also die der Unterseite und der Oberseite zusammen. Mein Gegner möge sich aber eine Pflanze suchen, bei der an acht entwickelten Blättern die Gesammtoberfläche nur so klein wäre. Ich habe sie niemals gefunden. Zum Beleg habe ich kürzlich noch die Unter- und Oberfläche einer jungen, ganz normal aussehenden, durchaus noch nicht mit acht ausgewachsenen Blättern versehenen Pflanze bestimmt und bei dieser gefunden: zwei Kotyledonen, zwei ausgewachsene Blätter, zwei grössere, noch im Wachs-

1) F. Unger, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. zu Wien, 5. Abth., 1862.

thum begriffene Blätter, zwei viel kleinere Blätter und einige Knospenblätter. Der Werth war 440 qcm.

Es ist also einleuchtend, dass mit „Fläche“ nur der Inhalt des Umrisses der Blätter gemeint sein kann, wie derselbe von Unger durch seine Nachzeichnungs-Methode unmittelbar gefunden wurde. Um die wirkliche Oberfläche der Blätter zu finden, wäre dann die Unger'sche Zahl mit zwei zu multipliciren und es reducirt sich die Verdampfungszahl anfangs auf ca. 0,4 pro Stunde und Quadratdecimeter, was mit meinen Resultaten stimmen könnte.

Eine wirkliche Oberfläche von 458 qcm wäre für eine Pflanze mit acht entwickelten Blättern allerdings noch nicht gross, aber diese wäre vielleicht doch möglich.

Ich theile dies im Nachtrag mit, weil ich gesonnen war, dieses Jahr im Juli noch Versuche mit dergleichen jungen Pflanzen auszuführen, obgleich das Resultat nur wenig von dem früher von mir erhaltenen verschieden sein könnte, denn die Pflanzen, womit ich regelmässig arbeitete, waren wohl nicht viel älter. Der Juli war jedoch so kalt und regnerisch, dass ich davon absehen musste.

Die Function der Pneumathoden und des Aërenchyms.

Von

A. Wieler.

Mit Tafel VII.

Jost[1]) hat Palmenwurzeln beschrieben, welche in sehr nass gehaltenen Kübeln über die Oberfläche hinauswachsen und einen an die Lenticellen erinnernden Bau annehmen. Dieser Umstand und die Ergebnisse einiger Versuche haben ihn bestimmt, sie als Athmungsorgane, als Pneumathoden, anzusprechen. Es gelang ihm, unter geringem Druck durch das Gewebe der Pneumathoden Luft durchzublasen, wodurch der offene Verkehr der Intercellularen dieses Gewebes mit denen des tiefer liegenden Wurzelgewebes festgestellt wurde. Auf Grund anderer Experimente kam er zu dem Schluss, dass das Aufwärtswachsen der Wurzeln, also entgegen der Schwerkraft, eine aërotropische Erscheinung wäre. Der grössere Sauerstoffgehalt der atmosphärischen Luft, gegenüber dem mit Wasser durchtränkten Erdreich, sollte die Wurzeln veranlassen, der Luft entgegenzuwachsen, und das abweichende Medium, in welchem sie sich nun befanden, sollte die lenticellenartige Structur des Wurzelgewebes hervorrufen. So plausibel diese Ansicht klingt, so kann man sich bei der aufmerksamen Lectüre der Jost'schen Arbeit doch gewisser Zweifel an ihrer Richtigkeit nicht entschlagen.

Bei der von Jost entwickelten Ansicht handelt es sich um zwei Probleme: um das Aufwärtswachsen von gewöhnlich positiv geotropischen Organen und um die Ausbildung besonderer Athmungsorgane an Wurzeln. Um die Ursache des Aufwärtswachsens der

---

1) Ein Beitrag zur Kenntniss der Athmungsorgane der Pflanzen. Diss. 1887. Botan. Zeitung 1887.

Wurzeln zu ermitteln, hat Jost zwei Versuche angestellt; aber sie vermögen nicht den sicheren Nachweis zu liefern, dass dieser Vorgang eine aërotropische Reizerscheinung ist. Auch der Theil seiner Ansicht, dass diese abweichend gewachsenen Wurzeln Athmungsorgane sind, ist nicht vollständig sicher begründet. Die eigenen Angaben Jost's müssen Zweifel an der Richtigkeit seiner Auffassung beim Lesen erwecken, wenn man folgende Stelle liest: „Die Pneumathoden sind aber auf die verschiedensten Wurzeln vertheilt; einmal an ziemlich richtungslosen, scheinbar ganz gewöhnlichen Seitenwurzeln und dann an vertical aufwärtswachsenden"[1]). Sollen wir die Pneumathoden als Athmungsorgane ansehen, so dürften sie nur dort auftreten, wo sie direct aus dem grossen Luftreservoir schöpfen können, also nur ausserhalb des eigentlichen Wurzelmediums. Nun treten sie aber nach Jost auch in dem Erdreich auf. Da die Wurzeln an einen bestimmten maximalen Wassergehalt des Bodens angepasst sein müssen, aus dem sie noch im Stande sind, ihren Sauerstoffbedarf zu decken, so ist das Auftreten besonderer Athmungsorgane in einem solchen Medium nicht erforderlich. Vielleicht liessen sich Athmungsorgane wiederum in dem Boden erwarten, dessen Wassergehalt übermässig gross ist. Wenn hier aber geeignete Athmungsorgane gebildet werden können, dann erscheint die Bildung von Pneumathoden ausserhalb des Mediums überflüssig; jedenfalls darf man erwarten, dass die in- und ausserhalb des Erdreichs entstandenen Athmungsorgane verschiedene Einrichtungen besitzen. Das ist nicht der Fall. Obendrein treten die Pneumathoden, welche im Erdreich gebildet werden, nach Jost nicht an den sauerstoffärmsten Stellen, sondern in kleinen, besser durchlüfteten Töpfen auf. Mir scheinen hier Widersprüche vorzuliegen, und meiner Ansicht nach harren noch Probleme, welche man augenscheinlich bisher als definitiv beantwortet betrachtet hat, der Lösung. Ist das Aufwärtswachsen der Palmenwurzeln eine aërotropische Reizwirkung und sind die Pneumathoden in der That Athmungsorgane?

Jost experimentirte mit Topfpflanzen. Solche haben den Nachtheil, dass man nie mit Sicherheit weiss, wie das Wurzelsystem vor dem Versuch ausgesehen hatte. Zur Entscheidung der ersten der oben aufgeworfenen Fragen, nach dem aërotropischen Reiz, schien mir die Wasserkultur mit grösserem Erfolg verwendbar

1) Diss., p. 5.

zu sein. Ich setzte also einjährige Topfpflanzen von *Phoenix reclinata*, *Chamaerops humilis* und *Sabal Adansoni* ohne Pneumathoden in die Nährlösung[1]) und habe die Exemplare zwei bis drei Jahre darin Sommer und Winter kultivirt. Besondere Sorgfalt wurde auf die Kultur nicht werwandt, trotzdem haben sich die Pflanzen kräftig entwickelt und grosse und schöne Wurzelsysteme gebildet. Die Gefässe waren von verschiedener Grösse, sie hielten 2—4 l. Die Pflanzen waren, wie gewöhnlich, mit einem Kork in den Hals der Flasche eingesetzt. Bald übertraf die Länge der Wurzeln die Höhe der Gefässe an Grösse, sodass sie sich in mehrfachen Windungen dem Boden der Gefässe anschmiegten. Von Zeit zu Zeit wurde die Nährlösung erneuert. Luft wurde nicht eingeleitet, so dass der verbrauchte Sauerstoff nur durch Diffusion aus der Luft ersetzt werden konnte. Hinsichtlich der Luft- und Wasserverhältnisse waren in den Wasserkulturen die nämlichen Bedingungen erfüllt wie in den Jost'schen Experimenten. So durfte also erwartet werden, dass zahlreiche pneumathodentragende Nebenwurzeln aufwärts wachsen würden, um das sauerstoffarme Medium zu fliehen. Das erwartete Resultat blieb aus. Die Wurzeln wuchsen nicht aufwärts, sondern wie bei anderen Pflanzen in das Wasser hinein. An den Nebenwurzeln der verschiedenen Ordnungen traten bei allen Exemplaren von *Phoenix reclinata* zahlreiche Pneumathoden auf, während sie bei *Chamaerops humilis* und *Sabal Adansoni*, von denen nur je ein Exemplar kultivirt worden war, ausblieben. In Fig. 1, Taf. VII, ist ein jugendliches Wurzelsystem von *Phoenix* abgebildet. In der Gestalt und im Aussehen unterscheiden sich die Anschwellungen an den Nebenwurzeln nicht von den Pneumathoden der Luftwurzeln. Auch hier kehrt die Erscheinung wieder, dass eine Nebenwurzel nicht nur eine Pneumathode trägt, sondern mehrere hintereinanderliegende tragen kann, indem die Wurzel an der Spitze weiterwächst und von Zeit zu Zeit neue Anschwellungen erzeugt. Obgleich das Auftreten dieser Anschwellungen unter diesen Umständen und an diesen Orten es durchaus fraglich macht, ob sie als Pneumathoden aufzufassen sind, so will ich sie doch vor der Hand der Bequemlichkeit halber als Pneumathoden bezeichnen.

Aus dem Verhalten der Wurzeln in der Wasserkultur geht

1) Die Zusammensetzung der Lösung war folgende: auf 1 l Wasser je $^1/_4$ g salpetersaures Kalium, schwefelsaures Magnesium, Chlorkalium, einbasisch phosphorsaures Kalium, $^1/_2$ g salpetersaures Calcium und einige Tropfen Eisenchlorid.



hervor, dass ihr Aufwärtswachsen in den stark durchfeuchteten Kübeln nicht auf einen aërotropischen Reiz zurückzuführen ist. Die Natur dieses Reizes aber habe ich nicht ermittelt, weil es mir an den dazu erforderlichen Einrichtungen gebricht. Immerhin mag es gestattet sein, auf die in Betracht kommenden Möglichkeiten hinzuweisen.

Jost hatte in seinen Versuchen die eingetopften Pflanzen mit dem Topf unter Wasser gestellt. In physiologischer Hinsicht läuft ein derartiges Verfahren auf die Methode der Wasserkultur hinaus; nur in chemischer Beziehung dürften wesentliche Unterschiede vorhanden sein. Es ist bekannt, dass in der Erde, welche dauernd mit Wasser durchtränkt ist, Veränderungen eintreten. Nun wäre es möglich, dass in unserem Falle Stoffe entstehen, welche auf das Wachsthum der Wurzeln derartig einwirken, dass sie von diesen Stoffen hinwegwachsen. Dann würden die aus dem Kübel hinauswachsenden Wurzeln auf einen negativen chemischen Reiz reagiren. Eine andere Möglichkeit besteht darin, dass die kleinen Nebenwurzeln überhaupt nicht geotropisch reizbar sind, dass sie nach allen Richtungen des Raumes wachsen würden, soweit sie dort die sonstigen nothwendigen Bedingungen finden. Gegebenenfalls könnten also auch Wurzeln aufwärtswachsen, ohne dass eine Ueberwindung des Geotropismus durch einen anderen stärkeren Reiz erforderlich wäre. Für gewöhnlich wird die Feuchtigkeit oberhalb der Erde oder in den obersten Schichten derselben nicht gross genug sein, als dass die Wurzeln diese Richtung einschlagen könnten; wenn die Kübel stark nass gehalten werden, ist diese Bedingung erfüllt. Es wird das Experiment zu entscheiden haben, welche der beiden Möglichkeiten für das Aufwärtswachsen der Wurzel bestimmend ist.

Das reichliche Auftreten der Pneumathoden in den Wasserkulturen von *Phoenix reclinata* spricht dafür, dass es sich nicht um pathologische Erscheinungen, sondern um Anpassungen an das betreffende Medium handelt. Augenscheinlich ist *Phoenix* anpassungsbedürftiger und anpassungsfähiger als die beiden anderen in den Kreis der Untersuchung gezogenen Palmenarten. Im Allgemeinen wird angenommen, dass die Pneumathoden in normal durchlüftetem Boden nicht auftreten. Sicher bewiesen ist diese Annahme nicht und die Angaben von Jost, dass Pneumathoden an den Wurzeln in kleinen besser durchlüfteten Töpfen auftraten, legen die Vermuthung nahe, dass sie vielleicht auch innerhalb der

grossen Kübel normaler Weise vorhanden sind. Ebenso möchte ich annehmen, dass diese Pneumathoden an den Wurzeln von *Phoenix* an ihren natürlichen Standorten auftreten, wird doch z. B. die Dattelpalme, wo sie kultivirt wird, sehr nass gehalten. Ueber das Verhalten von *Phoenix reclinata* in Erde habe ich nur sehr geringe Erfahrungen. Als ich die Pflanzen aus den Töpfen nahm, um sie in die Wasserkulturen zu setzen, fehlten Pneumathoden. Später, etwa zu der Zeit, als Fig. 1, Taf. VII aufgenommen wurde, hatte ich noch Gelegenheit, ein Topfexemplar derselben Serie zu untersuchen. Damals waren noch keine Pneumathoden gebildet worden; freilich war der Topf klein. Ueber das Verhalten der Pflanzen, wenn sie grösser werden und einen grösseren Standraum einnehmen, bin ich nicht unterrichtet.

Ehe mit Sicherheit entschieden werden könnte, auf welchen Reiz hin die Pneumathoden entstehen, müsste die Frage beantwortet werden, unter welchen Bedingungen ihr Auftreten überhaupt zu beobachten ist. Sollten sie unter den verschiedensten Verhältnissen entstehen können, dann würde es nicht überraschen, sie sowohl an den Wasser- wie an den Luftwurzeln zu finden. Ist aber ihr Auftreten an einen hohen Feuchtigkeitsgehalt des Mediums gebunden, dann verlangt der Umstand, dass sie auch an den Luftwurzeln auftreten, eine besondere Erklärung. Augenscheinlich wird dann der Reiz, welcher die Pneumathoden an den Wasserwurzeln hervorruft, weitergeleitet, so dass auch die Pneumathoden an den Luftwurzeln unter seinem Einfluss entstehen. Eine derartige Weiterleitung des gewebebildenden Reizes ist mit Sicherheit von Goebel[1]) für eine ähnliche Erscheinung, für die Aërenchymbildung von *Jussiaea salicifolia*, festgestellt worden. Nicht nur so weit, wie der Stamm in das Wasser tauchte, sondern noch ein Stück weit oberhalb des Wasserspiegels war Aërenchym gebildet worden. Ebenso könnte es sich bei den Palmen verhalten.

Ob wir nun diese oder jene Annahme machen, um das Auftreten der Pneumathoden an den Luftwurzeln zu erklären, in jedem Falle muss die Ansicht, dass die Pneumathoden Athmungsorgane sind, aufgegeben werden. Nach Jost's Auffassung sollten sie ja den Gasaustausch zwischen der atmosphärischen Luft und den Geweben der in dem sauerstoffarmen Medium befindlichen Wurzeln vermitteln. Das massenhafte Auftreten der Pneumathoden an den Wasser-

1) Pflanzenbiologische Schilderungen, 2. Th., 1891, p. 259.

wurzeln von *Phoenix reclinata* weist ihnen entweder eine andere oder gar keine Function zu. Nun könnte vielleicht derjenige, welcher den Pneumathoden gerne den Charakter von Athmungsorganen wahren möchte, muthmassen, dass die Pneumathoden der Luft- und Wasserwurzeln verschieden gebaut sind. Deshalb habe ich die Pneumathoden von *Phoenix reclinata* anatomisch untersucht.

Indem ich die Jost'sche Arbeit als bekannt voraussetze, kann ich mich darauf beschränken, die Abweichungen von seinen Angaben mitzutheilen. Jost hat vorwiegend *Phoenix dactylifera* untersucht, man könnte deshalb geneigt sein, die Abweichungen auf den abweichenden Speciescharakter zu schieben. An pneumathodentragenden Luftwurzeln aus dem Palmengarten in Frankfurt, welche mir in dankenswerther Weise Prof. Möbius verschafft hat, konnte ich feststellen, dass der Aufbau der Pneumathoden bei den beiden *Phoenix*-Arten identisch ist, so dass der Vergleich meiner Beobachtungen mit den Jost'schen ohne Weiteres zulässig erscheint. Die ermittelten Abweichungen in der Anatomie müssen also entweder auf das verschiedene Medium zurückgeführt werden oder darauf, dass sehr verschieden alte Exemplare zur Untersuchung gelangten. Eine Untersuchung der Wurzeln gleichaltriger Topfexemplare von *Phoenix reclinata* würde die Frage entschieden haben. Leider war ich nicht in der Lage, sie auszuführen.

Bei einer Hauptwurzel ist das Gewebe zwischen der Endodermis und dem Sklerenchymring in der Rinde (vergl. Jost, Fig. 5) stark entwickelt und mit vielen grossen, durch Zerreissen entstandenen Intercellularen versehen. Der Sklerenchymring ist bei meinem Exemplar dünnwandiger, als Jost für *Phoenix dactylifera* angiebt. Bündel von Sklerenchymfasern sind in das Gewebe zwischen dem Sklerenchymring und der Endodermis eingesetzt.

In den Nebenwurzeln einer solchen Hauptwurzel ist der Sklerenchymring noch weniger entwickelt als in dieser. Die Wände sind meistens nicht einmal verholzt, höchstens sehr schwach verholzt.

In der Pneumathode verschwindet der typische Sklerenchymring. Fig. 2, Taf. VII stellt eine Pneumathode im Umriss dar. Mit *Pn* ist das Pneumathodengewebe bezeichnet worden, mit diesem Ausdrucke fasse ich Jost's Schwamm- und Sklerenchymgewebe zusammen. Innerhalb des Pneumathodengewebes liegt das Gewebe, aus dessen Theilungen das Sklerenchymgewebe gebildet wird. Es besteht aus rundlichen Zellen, deren Wände nicht sonderlich verdickt und nicht verholzt sind. Sie lassen deutliche unverstopfte

Intercellularen zwischen sich. Als zellenbildendes Gewebe documentiren sie sich durch Auftreten von tangentialen Querwänden. Aus ihnen ist die innere Zone des Pneumathodengewebes, das Sklerenchymgewebe, hervorgegangen. Sie besteht gleichfalls aus rundlichen Zellen, welche keine tangentialen Theilwände enthalten, keine wesentlich stärkere Wandverdickung als die gewebebildenden Zellen besitzen, aber grössere Intercellularen als diese zwischen sich lassen. Die Intercellularen sind fest verschlossen durch von den Zellen ausgeschiedenen Stoffe, auf die noch später eingegangen werden wird. Bei manchen Pneumathoden war die zellenbildende Schicht nicht wahrnehmbar, wahrscheinlich weil schon alle Zellen in den Dauerzustand übergegangen waren. Demnach haben die Pneumathoden ein begrenztes Wachsthum, das aufhört, wenn ein bestimmter Zustand erreicht ist.

Die Schwammschicht bildet sich aus den Rindenzellen, welche zwischen Epidermis und Sklerenchymring liegen. Ein scharfer Gegensatz zwischen Schwamm- und Sklerenchymschicht ist nicht vorhanden. Die Zellen der ersteren sind gestaltet, wie Jost sie Fig. 6 und 7 abbildet, auch mit kleinen Höckerchen versehen. Sie lassen grosse Intercellularen zwischen sich, welche nach der Seite der Sklerenchymschicht zu gleichfalls verstopft sind.

Der hauptsächlichste Unterschied zwischen Jost's Luftpneumathoden und meinen Wasserpneumathoden liegt in der Ausbildung des Sklerenchymgewebes. Auf meinen Präparaten waren niemals Bilder zu sehen, wie die Jost'schen Fig. 8, 9 und 10. Jost giebt an, dass die Intercellularen von vornherein verstopft sind, dass diese Verstopfungen zwischen sich und den Zellwänden ganz feine Intercellularen lassen. Er fasst die Verstopfungen als zu der Mittellamelle gehörige Zwickel auf. Dieser Auffassung muss ich auf Grund meiner Untersuchungen widersprechen. Aus seiner Fig. 8 möchte ich schliessen, dass Jost lediglich fertig ausgebildete Zustände der Pneumathoden vor sich gehabt hat, in denen die Bildung des Sklerenchymgewebes der Hauptsache nach vollendet war. Nichtsdestoweniger finden sich auf diesem Schnitt noch einige in der Theilung begriffene Zellen, welche Jost aber zu der Schicht P rechnet. Meiner Ansicht nach gehören die mit tangentialen Theilwänden versehenen und an die Sklerenchymschicht angrenzenden Zellen noch zu dem Bildungsgewebe derselben. Zwischen diesen Zellen sind vollständig freie Intercellularen vorhanden; also müssen Jost's Zwickel in dem Sklerenchymgewebe nachträglich entstanden sein. Auf meinen Prä-

paraten konnte ich mit aller Sicherheit feststellen, dass die angeblichen Zwickel nachträgliche Ausfüllungen des Intercellularraums sind. Die ausserordentliche Homogenität seiner Ausfüllungen muss Jost bestimmt haben, sie nicht als Ausfüllungen sondern als Bildungen der Mittellamelle anzusehen. Auf meinen Präparaten waren sie weniger homogen. Es traten zahlreiche knopf- stäbchen- und klumpenförmige Gebilde auf, welche den Intercellularraum mehr oder weniger vollkommen ausfüllen. Diese Gebilde werden von den Zellen ausgeschieden, sitzen äusserlich ihrer Wand auf und verschmelzen bei starker Ausscheidung zu einer homogenen Masse in einem Intercellularraum.

Auch im Schwammgewebe, wenigstens in den inneren Partien sind diese Ausfüllungen vorhanden, deren Individualität hier beinahe noch mehr hervortritt, als in der Sklerenchymschicht. Sie sind von Jost in Fig. 6 abgebildet worden. In der äussersten Partie der Schwammschicht treten die Verstopfungen nur als winzige Höckerchen auf, welche die Zellwände regelmässig von aussen bekleiden. Hier wird kein vollständiger Verschluss der Intercellularen erreicht, wohl nicht einmal angestrebt. Alle diese Ausscheidungen in den Intercellularen des Pneumathodengewebes sind meiner Ansicht nach im Grunde wesensgleich und auf dieselbe Ursache zurückzuführen. Das hindert nicht, dass ein Theil derselben Veränderungen erlitten hat.

Zur Beurtheilung der Natur der Verstopfungen sind die von Jost angegebenen mikrochemischen Reactionen unzureichend.

Legt man einen Längsschnitt durch eine Pneumathode in concentrirte Schwefelsäure, so wird alles bis auf das Pneumathodengewebe zerstört. Die Ausfüllungen der Intercellularen bleiben erhalten, nehmen aber eine gräulich-braune Färbung an. In kochender Kalilauge werden die Ausfüllungen intensiv gelb, doch finden sich immer einige, welche farblos bleiben, ebenso in Schwefelsäure. Namentlich gilt das von den höckerartigen Erhabenheiten auf den äussersten Zellen und vielfach auch von den Verstopfungen der weiter nach innen gelegenen Zellen des Schwammgewebes. Aehnliche Verschiedenheiten in der Reactionsfähigkeit wiederholen sich nun auch bei Anwendung anderer Reagentien.

Schwefelsaures Anilin färbt die Membranen und Verstopfungen des Pneumathodengewebes goldgelb, Phloroglucin und Salzsäure schön kirschroth. In beiden Fällen bleiben die ober- und unterhalb der

Pneumathode befindlichen Epidermiszellen ungefärbt. Andererseits bleiben sie selbstverständlich erhalten, wenn Schnitte in concentrirte Schwefelsäure gelegt werden.

Mit Chlorzinkjod färben sich Membranen und Verstopfungen gelbbraun, die Epidermis ebenso. Mit Osmiumsäure erwärmt, färben sich die Verstopfungen ganz schwach braun.

Vergegenwärtigt man sich das morphologische und mikrochemische Verhalten dieser Verstopfungen, so erinnern sie lebhaft an die beim Zuckerrohr, welche ich für die Intercellularen des Grundgewebes eingehend beschrieben habe[1]) und welche unter geeigneten Umständen auch in den Gefässen und Siebtheilen auftreten.

Dass die Verstopfungen bei *Phoenix* auf dieselbe Weise entstehen wie beim Zuckerrohr, kann als gewiss gelten. Sie werden aus der Zelle durch die Wand hindurch ausgeschieden. Auch darf man nach Analogie mit den Verstopfungen des Zuckerrohres annehmen, dass die kleinen höckerartigen Verstopfungen der äussersten Zellen des Schwammgewebes, die grösseren Verstopfungen in den inneren Zellen desselben und die sich stark färbenden Verstopfungen in der Sklerenchymschicht nur verschiedene Entwickelungsstadien ein und desselben Vorganges sind. Vermuthlich liegt ihnen allen die gleiche organische Substanz zu Grunde, welche je nach der Natur der betreffenden Zellen bestimmte Veränderungen erleiden kann. Ich würde annehmen, dass es genau dieselbe Substanz ist wie beim Zuckerrohr, wenn sich die farblosen Verstopfungen nicht in bestimmten Punkten abweichend verhielten. Die farblosen Verstopfungen des Zuckerrohres werden von Natronlauge und Schwefelsäure gelöst, während die der Pneumathoden in beiden Reagentien unlöslich sind. Möglich, dass sie hier schon eine Veränderung erfahren haben, da bisher schwerlich die ganz jugendlichen Verstopfungen beobachtet sein dürften, und dass die ursprüngliche Grundmasse doch identisch ist mit derjenigen der Verstopfungen des Zuckerrohrs.

Von grösserer Bedeutung als die farblosen Verstopfungen sind diejenigen, welche gewisse Farbenreactionen geben. Sie zeigen vollständige Uebereinstimmung mit den gefärbten Verstopfungen des Zuckerrohres. Uebrigens kommen ebensolche Verstopfungen auch bei *Phoenix* vor, und zwar in den Gefässen verletzter Wurzeln.

---

1) Wieler, Die gummösen Verstopfungen des serehkranken Zuckerrohres. Fünfstück's Beitr. z. wiss. Botanik, II. Bd., 1897, p. 67 ff.



Das Verhalten gegen Phloroglucin und Salzsäure und gegen schwefelsaures Anilin weist auf Verholzung hin. Die Widerstandsfähigkeit gegen Schwefelsäure unter Annahme einer bräunlichen Färbung, die Gelbfärbung bei Einwirkung von Natronlauge und die schwach braune Färbung beim Erwärmen mit Osmiumsäure deuten auf Verkorkung hin. Eine weitere Uebereinstimmung zwischen dem Zuckerrohr und *Phoenix* besteht darin, dass die Wände derjenigen Zellen, aus welchen die Ausscheidungen stammen, dieselben Reactionen wie die Verstopfungen geben. Bei *Saccharum*, wo die ganze Entwickelungsgeschichte der Verstopfungen in den Intercellularen verfolgt werden konnte, liess sich mit Sicherheit feststellen, dass die Membranen vor Auftreten der Verstopfungen eine andere Beschaffenheit hatten als nachher, und dass diese Veränderung Hand in Hand ging mit der Ausbildung der Verstopfungen selbst. Wahrscheinlich verhält sich das Pneumathodengewebe ebenso, nur war es nicht zu erweisen, da es an den entsprechenden jugendlichen Entwickelungsstadien fehlte.

Die aufgeführten Reactionen deuten auf zwei Vorgänge hin, auf Verkorkung (Schwefelsäure, Natronlauge, Osmiumsäure) und auf Verholzung (Schwefelsaures Anilin, Phloroglucin und Salzsäure). Augenscheinlich haben sich also beide Processe in den Verstopfungen und den Membranen abgespielt, aber es kann sich auch anders verhalten. So viel scheint sicher zu sein, dass ein Verkorkungsprocess stattgefunden hat; dafür spricht vor allen Dingen die Widerstandsfähigkeit gegen Schwefelsäure. Ob auch eine Verholzung stattgefunden hat, könnte nur durch eine chemische Analyse festgestellt werden; denn die mikrochemischen Reactionen auf Verholzung sind nicht ganz beweisend. Sie beruhen darauf, dass dem Lignin, jener Substanz, welche die Cellulosemembran erst zu einer verholzten macht, kleine Mengen von Stoffen beigemengt sind, welche die charakteristischen Reactionen geben. Dass diese Stoffe lediglich an das Auftreten des Lignins gebunden sind, und nicht auch in anderen Fällen entstehen und einen Verholzungsprocess vortäuschen können, kann nicht mit absoluter Sicherheit behauptet werden. Jost hat die Reactionen auf Verholzung gedeutet. Wesentlich erscheint mir, dass die Membranen und Verstopfungen, welche in den Pneumathoden der Luft und dem Wasser ausgesetzt sind, verkorkt sind. Dass die Verstopfungsverhältnisse bei den Luftpneumathoden die nämlichen sind wie bei den Wasserpneumathoden, davon habe ich mich selbst überzeugt.

Aus meinen Darlegungen ergiebt sich also, dass die Wasser- und Luftpneumathoden gleichgebaut sind, sich höchstens in untergeordneten Punkten von einander unterscheiden. Nur in der Deutung bestimmter Erscheinungen weiche ich von Jost ab. Seine Zwickel der Sklerenchymzellen sind Verstopfungen von Intercellularen.

Die Annahme, es könnte sich in den Pneumathoden um zwei verschieden construirte, an verschiedene Medien angepasste Athmungsorgane handeln, wird hiermit hinfällig. Dann sind aber auch gegründete Zweifel vorhanden, dass die Luftpneumathoden Athmungsorgane sind. Gebilde, welche in derselben Weise im Wasser und in der Luft entstehen, haben vermuthlich eine andere Bestimmung, als die angenommene, vielleicht auch gar keine.

Wären die Luftpneumathoden Athmungsorgane, so müsste es sehr überraschen, dass die Intercellularen verstopft werden, wenn auch feine Zwischenräume erhalten bleiben. Bei den Lenticellen finden entsprechende Verstopfungen der gebildeten Intercellularen nicht statt. Vielmehr machen die Pneumathoden den Eindruck, als ob es sich um Verstopfung von Verwundungen handelt, welche durch Sprengung der Epidermis entstanden sind. Wäre der Verschluss vollkommen, so würde man auch gar nicht an der Richtigkeit dieser Deutung zweifeln können. Bekanntlich ist es aber Jost gelungen, unter Druck Luft durch die Pneumathoden zu pressen. Ich habe die Wasserpneumathoden auf diesen Punkt geprüft und zwar mit demselben Ergebniss.

Auf den kürzeren Schenkel eines U-förmig gebogenen Glasrohres befestigte ich mit Cacaobutter ein ca. 12 cm langes Stück einer Hauptwurzel, an welcher zahlreiche pneumathodentragende Nebenwurzeln erster und zweiter Ordnung sassen. Dieser Apparat wurde so weit in Wasser getaucht, dass die Wurzel damit bedeckt war. Beim kräftigen Hineinblasen, in den längeren Schenkel konnte ich an einigen Pneumathoden in geringer Zahl Luftblasen auftreten sehen. Als ich aber das Hineinblasen durch Quecksilberdruck ersetzte, und zwar betrug der Druck zufällig 15 cm, entwickelten sich zahlreiche Luftblasen.

Ich wiederholte den Versuch mit einer anderen Hauptwurzel von 20 cm Länge, welche nur kurze Nebenwurzeln erster Ordnung mit verhältnissmässig grossen Pneumathoden gebildet hatte. Hier gelang es durch Hineinblasen aus allen Pneumathoden leicht Luft auszutreiben. Dabei konnte man folgende interessante Beobachtung machen: Hörte man mit Blasen auf, wenn aus jeder Pneumathode

eine grosse Luftblase ausgetreten war, aber sich noch nicht getrennt hatte, so wurde sie wieder langsam aber vollständig eingesogen.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass die Pneumathoden nicht vollständig verstopft, dass sie für Luft permeabel sind, dass aber ein ziemlich grosser Druck dazu gehört, sie aus den Pneumathoden hinauszupressen. Man wird wohl mit Recht daran zweifeln dürfen, ob unter diesen Umständen durch Diffusion ein erheblicher Gasaustausch stattfinden kann. In solchen Zweifeln wird man bestärkt, wenn man das Verhalten der Gewebe gegen Luft auf den Schnitten verfolgt. Es macht immer erhebliche Mühe, alle Luft aus den Intercellularen zu entfernen.

Ein Eindringen von Flüssigkeiten in die Pneumathoden findet nicht statt. Deshalb hält sich auch die in ihnen eingeklemmte Luft unbegrenzt lange, sogar nach dem Tode der Wurzeln. An einer abgestorbenen Wurzel im Wasser sind die Pneumathoden durch ihre weisse Farbe kenntlich, und ebenso bleibt sie erhalten, wenn Wurzeln Monate lang in Alkohol zubringen.

Gegen die Natur der Pneumathoden als Athmungsorgane spricht das Verhalten der Luftwurzeln. Die meisten pneumathodentragenden Luftwurzeln haben nur ein sehr begrenztes Wachsthum. Es scheint, dass der Vegetationspunkt bald zu Grunde geht. Die meisten derartigen Wurzeln machen einen vertrockneten Eindruck, so dass es überhaupt zweifelhaft ist, ob diese Gebilde sehr lange am Leben bleiben. Ich habe niemals frische derartige Wurzeln gesehen, auch fehlen in der Literatur Angaben darüber, wann die frischen Wurzeln in den angegebenen vertrockneten Zustand übergehen. Sollte die Annahme zutreffen, dass die Pneumathodenbildung einer Einwirkung des wässerigen Mediums ihr Dasein verdankt, dann würden die Luftpneumathoden keine Anpassung an ihr specifisches Medium, sondern unter der Einwirkung des fortgeleiteten Reizes entstanden sein. Man braucht sich dann aber auch nicht zu wundern, wenn sie nach einiger Zeit vertrocknen.

Nachdem wir die Ansicht, dass die Pneumathoden Athmungsorgane sind, als unrichtig zurückgewiesen haben, drängt sich nun natürlich die Frage auf, sind sie besondere Organe und für welchen Zweck werden sie gebildet? Meines Erachtens verhält es sich folgendermassen: Das wässerige Medium bewirkt ein gesteigertes Wachsthum an bestimmten Stellen der Wurzel; dies wird so bedeutend, dass die Epidermis gesprengt wird. Die Verwundung ruft einen Verschluss durch Verstopfung der Intercellularen hervor. Warum

dieser Verschluss nicht absolut vollkommen ist, ist bisher nicht zu sagen. Nach dieser Auffassung würden die Pneumathoden nicht als besondere Organe für bestimmte Functionen erzeugt werden. Uebrigens werde ich auf diesen Punkt gelegentlich der Besprechung verwandter Erscheinungen bei anderen Pflanzen noch einmal zurückkommen.

Gleich den von ihm beschriebenen Pneumathoden an den Wurzeln von Palmen sollen nach Jost analoge Bildungen auch an dem Wurzelsystem von *Saccharum officinarum* und *Cyperus textilis* auftreten, wenn die Kübel oder Töpfe untergetaucht gehalten werden. Diese Wurzeln wachsen vertical aufwärts aus dem Wasser heraus und besitzen unter ihrer Spitze kleine Anschwellungen. Sie sollen als Athmungsorgane fungiren. Auch hier wird vorausgesetzt, dass die Luftwurzeln aërotropisch sind. Durch das Experiment ist die Annahme nicht auf ihre Richtigkeit geprüft worden. Was ich oben hinsichtlich dieses Punktes für die Palmen ausgeführt habe, gilt auch für diese beiden Pflanzen.

Da es mir an dem geeigneten Material gebrach, konnte ich nicht einmal selbst prüfen, ob die Anschwellungen in der That als Athmungsorgane aufzufassen sind, doch geht mir aus der Jost'schen Beschreibung hervor, dass sie es wenigstens für *Saccharum officinarum* nicht sind. Charakteristisch — und darauf gründet sich die Auffassung von Athmungsorganen — ist, dass die Epidermis und der äussere Theil der Rinde bis zu einer bestimmten Tiefe eingerissen sind. So treten die Rindenintercellularen unmittelbar mit der Luft in Berührung und sollen einen Verkehr zwischen dieser und der in den Geweben der tieferen Wurzeltheile eingeschlossenen Luft ermöglichen. Auf die Ursache des Einreissens der genannten Wurzelgewebe, welche zu kennen zur richtigen Beurtheilung der Function der Organe wichtig wäre, geht Jost nicht näher ein. Ich vermuthe, dass die über die Wasseroberfläche hinausgehobene Wurzelspitze stärker transpirirt, als ihr lieb ist, dass die Epidermis sich contrahirt und durch die sich ausdehnende Rinde gesprengt wird. Es würde sich dann zunächst lediglich um eine Verwundung handeln. Auch bleibt sie von Seiten der Wurzel nicht ohne Reaction. „Das Zerreissen der Epidermis hat, ohne Verletzung der einzelnen Zellen, in deren Mittellamelle stattgefunden, nichtsdestoweniger sterben die äussersten derselben doch bald ab; die Membran der an die Luft grenzenden Zellen zeigt Holzreaction und wird bald gebräunt.“ Nach dieser Schilderung

ist es mir nicht zweifelhaft, dass die Intercellularen an den Wundstellen mit Schutzgummi verstopft werden, und dass die Zellwände eine analoge Beschaffenheit annehmen. Es tritt hier also genau die nämliche Erscheinung auf, wie wir sie im Sklerenchymgewebe der Palmenpneumathoden kennen gelernt haben, und wie sie bei *Saccharum* immer zu beobachten ist, wenn es gilt, eine Wunde zu verschliessen[1]). Das Auftreten dieses Wundverschlusses scheint mir entschieden gegen Jost's Ansicht zu sprechen, dass die kleinen Wurzelanschwellungen als Athmungsorgane anzusprechen sind. Eine Nachprüfung ist hier unbedingt erforderlich. Dasselbe gilt auch für *Cyperus textilis*, wo die Verhältnisse ebenso liegen sollen wie bei *Saccharum;* doch fehlt es mir hinsichtlich dieser Pflanze an jeglicher Erfahrung.

Die Pneumathoden der Palmen lassen sich, wie mir scheint, mit einem grossen Maass von Berechtigung mit der von Schenck[2]) beschriebenen Aërenchymbildung vergleichen. In beiden Fällen führt der Aufenthalt in dem anomal feuchten Medium zu lebhafter Wucherung bestimmter Gewebe. Bei jenen handelt sich um eine Wucherung des primären Rindengewebes, bei den aërenchymbildenden Pflanzen entsteht in der secundären Rinde ein besonderes Meristem, welches Aërenchym erzeugt. Damit ist aber die Mannigfaltigkeit der Bildungen nicht erschöpft. Schenck giebt an, dass bei *Salix viminalis*, *Eupatorium cannabinum*, *Bidens tripartitus*, *Malachra Gaudichaudiana*, *Scoparia dulcis*, *Aeschynomene sensitiva*, *A. hispida* und *Solanum spec.* an den in Wasser oder Schlamm steckenden Stengeln und älteren holzigen Wurzeln zahlreiche Lenticellen erzeugt werden. Bei *Artemisia vulgaris* geht eine entsprechende Wucherung aus dem primären Rindengewebe hervor.

Man sieht also, dass bei verschiedenen Pflanzen sehr verschiedene Gewebe zu mächtigem Wachsthum durch das anomal feuchte Medium, in welchem sie leben, angeregt werden. Den namhaft gemachten Wucherungen kann ich noch eine weitere Art anschliessen, welche ich unter denselben Umständen bei Buche, Esche, Ahorn *(Acer Pseudo-Platanus)* und Eiche beobachtete. Als verhältnissmässig junge Exemplare, ein- oder zweijährige, waren die Pflanzen

---

1) Wieler, Die gummösen Verstopfungen des serehkranken Zuckerrohres. Fünfstück's Beitr. z. wiss. Botanik, 1897, Bd. II.

2) Ueber das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XX.

in die Wasserkulturen gebracht worden und hatten in derselben ein oder zwei Jahre verweilt, ehe sie untersucht wurden. Die Wucherungen treten an den holzigen Wurzeln und an den Stämmen, so weit sie eintauchen, auf, und sind ein Product des Pericambiums respective des entsprechenden Gewebes im Stamm. Sie sind von sehr verschiedener Mächtigkeit bei den verschiedenen Arten; ganz besonders üppig werden sie bei Ahorn, wie Fig. 3, Taf. VII erkennen lässt. Die Organe sind gleichsam von einem Mantel spongiösen Gewebes umgeben. Bei anderen Pflanzen ist die Wucherung beschränkter, sie tritt nur an einzelnen Punkten auf und kann hier einen geringeren oder grösseren Umfang annehmen. So verhalten sich z. B. die Buche, die Eiche und die Esche. In Fig. 4, Taf. VII ist ein mit Wucherungen versehenes Wurzelsystem der Buche wiedergegeben. Es mag sein, dass bei höherem Alter auch bei diesen drei Holzarten eine so mächtige Entwickelung des spongiösen Gewebes statthat wie beim Ahorn, doch habe ich sie nicht beobachtet.

Nicht selten beobachtet man bei der Esche und der Eiche — bei der Esche noch häufiger als bei der Eiche — dass schliesslich aus der Wucherung eine Wurzel heraustritt. Sie erscheint dann an der Basis wie von einer Krause umgeben, dem Gewebe der Wucherung. Es wäre aber irrig, die Wucherungen als die für das Auftreten der Wurzeln prädestinirten Orte anzusehen. Es giebt ebensogut Wucherungen ohne Wurzeln, wie Wurzeln auch auftreten an Orten, wo Wucherungen fehlen.

Die Gestalt der Wucherungen kann im fertigen Zustande sehr verschieden sein, wie ein Blick auf die Fig. 3 und 4, Taf. VII lehrt. Fig. 5, Taf. VII führt uns die Wucherung des Ahorns auf dem Querschnitt vor. Mit *CC* ist der Centralcylinder bezeichnet worden; er ist von einem mächtigen Mantel umgeben, der nur an einigen Stellen *(P)* gleichsam Einschnürungen durch Periderm erfahren hat. Der Umriss dieser Wucherungen ist ganz unregelmässig. Zum Vergleich damit mag der Durchschnitt durch eine Wucherung der Buchenwurzel herangezogen werden (Fig. 6, Taf. VII). Sie ist etwa halbkreisförmig. Uebrigens sehen die Wucherungen im jugendlichen Zustande bei Ahorn ganz ähnlich aus, wie Fig. 7, Taf. VII lehrt. In allen Fällen — und das gilt auch für Esche und Eiche — beginnt die Wucherung in derselben Weise und hat in jugendlichen Entwickelungsstadien annähernd die gleiche Gestalt.

Die Wucherungen gehen bei den Wurzeln aus dem Pericambium und bei den Stammtheilen aus dem homologen Gewebe hervor. Bekanntlich tritt bei den Wurzeln unserer Holzgewächse schon sehr zeitig eine Peridermbildung im Pericambium auf, wodurch die primäre Rinde und die Oberhaut beseitigt werden. Allem Anscheine nach entsteht aus dem Pericambium ein mehrschichtiges parenchymatisches Gewebe. In seinen nach aussen gerichteten Zellen bildet sich ein Korkcambium. Aus den nach innen gerichteten Zellen, also aus parenchymatischen Elementen innerhalb des Periderms, geht die Wucherung hervor. Die Zellen strecken sich radial und erzeugen Zellreihen, welche Intercellularen zwischen sich lassen; zuweilen beobachtet man bei der Buche, dass die Zellen tangential angeordnet sind und gleichsam ein Meristem bilden, welches die radialen Zellreihen der Wucherung erzeugt (Fig. 8, Taf. VII). Wird die Wucherung zu mächtig, so sprengt sie das Periderm, wie es in den Fig. 5, 6, 7, 9, Taf. VII angedeutet worden ist, und wo *P* das Periderm bedeutet. Indem sich so die Wucherung zwischen dem Peridem hervorschiebt, wird noch einmal der Versuch gemacht, den Durchbruch zu schliessen. In der äussersten Zone des Wucherungsgewebes wird ein Korkcambium erzeugt, welches nach aussen Kork bildet. Diese Korkbildung ist angedeutet für Ahorn in Fig 7 und für Buche in Fig. 6, tritt aber in analoger Weise auch bei der Esche und der Eiche auf. Die Korkzellen sind braune, runde, isodiametrische, Intercellularräume zwischen sich lassende Zellen. Die innerhalb des Korkcambiums liegenden Zellen sind unverkorkt. Wenn der Korkmantel gesprengt wird, ragen die Zellen des Wucherungsgewebes frei in das Wasser hinein, allerdings werden die äussersten Partien, wie das Verhalten gegen Schwefelsäure lehrt, verkorkt (Fig. 5 und 6). Ob bei den Wucherungen der Buche schliesslich auch das Korkgewebe gesprengt wird, vermag ich nicht zu sagen, da mein Material nur den in der Zeichnung fixirten Zustand aufwies, ist aber nach Analogie mit der Eiche zu erwarten. Ob bei sehr mächtigen Wucherungen wiederholt in gewissen Zwischenräumen ein Korkgewebe auftritt, müsste noch näher geprüft werden; meine Präparate boten keine Anhaltspunkte für eine solche Ansicht.

Mächtige Wucherungen treten auch bei *Populus canadensis* auf. Ich beobachtete sie an Stecklingen, welche ich in Wasserkulturen brachte; ob sie auch an älteren Wurzeln auftreten können, vermag ich nicht zu sagen, weil ich keine bewurzelte Pflanzen

untersuchen konnte. Die Wucherungen nehmen einen Umfang von mehreren Millimetern an; es werden gleichsam Gewebelamellen aus den Organen hinausgeschoben. Anfänglich sind diese Gewebemassen weiss, später werden sie, wenigstens in den äusseren Partien, braun. Hier sind auch die Zellwände verkorkt. Das Gewebe besteht gleichfalls aus radial langgestreckten, locker miteinander verbundenen Zellen, welche grosse Intercellularen zwischen sich lassen. Fig. 10, Taf. VII ist ein longitudinaler Längsschnitt durch eine solche Wucherung, zeigt also die Zellen im Querschnitt und lässt die verhältnissmässig grossen Intercellularräume erkennen. Ebenso muss man sich das Gewebe der mächtigen Wucherungen bei Ahorn und Eiche vorstellen. Nach Analogie mit den anderen Holzarten wird man geneigt sein, auf die gleiche Entstehungsweise der Wucherungen wie bei jenen zu schliessen. Leider gestattete mir mein Material nicht, über diesen Punkt Aufklärung zu erhalten. Nach den Angaben von Goebel[1]) sollen die gleichen Bildungen bei *Populus nigra* durch die Thätigkeit von Lenticellen hervorgerufen werden. Nach Schenck[2]) ist das an den unter Wasser gehaltenen Trieben von *Salix viminalis* auftretende spongiöse Gewebe gleichfalls ein Product des Lenticellencambiums. So darf man also erwarten, dass die mächtigen Wucherungen bei *Populus canadensis* gleichfalls die Producte eines Korkgewebes sind. Sollten sie aber auch an den verholzten Wurzeln dieser Pflanze auftreten, so würde eine nähere Untersuchung ihrer Entstehung erwünscht sein.

Die Pneumathodenbildung und die Wucherungen bei Buche, Eiche, Esche und Ahorn stimmen darin überein, dass bei ihnen die abweichende Ausbildung der Gewebe eine Reaction auf die directe Beeinflussung durch das umgebende Medium ist. Vermuthlich ist der Reiz, welcher von ihm ausgeht, in allen Fällen der nämliche, wie ja auch das Ergebniss in der Reaction das nämliche ist. Allerdings sind die Gewebe, welche sich an der Wucherung betheiligen, nicht die gleichen. Bei den Pneumathoden handelt es sich um die primäre Rinde, bei den Wurzeln der genannten Laubbäume um ein Product des Pericambiums. In beiden Fällen entstehen durch die Wucherungen Verletzungen des Hautgewebes,

---

1) Pflanzenbiologische Schilderungen Bd. II, p. 261. Daselbst ist auch ein Habitusbild dieser Wucherungen gegeben.

2) Ueber das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XX, p. 566.

dort der Epidermis, hier des Periderms. Dass die Organe die Zersprengung dieser Gewebe in der That zunächst als Verletzungen empfinden, geht daraus hervor, dass ein Versuch gemacht wird, die Wunden zu verschliessen. In dem Pneumathodengewebe werden die Intercellularräume durch Schutzgummi verstopft, die Wucherungen der Laubbäume werden durch ein neues Korkgewebe, das seitlich an das Periderm anschliesst, abgeschlossen. Es scheint aber, dass in keinem Fall ein absoluter resp. ein dauernder Verschluss erzielt wird. Die Durchlässigkeit des Pneumathodengewebes für Luft unter Druck wird man geneigt sein auf einen unvollkommenen Verschluss der Intercellularen zu schieben, freilich wäre auch denkbar, dass die Luft durch die Verstopfungsmasse hindurchgepresst werden könnte, wenn diese in dünner Schicht auftritt. Die die Wucherungen abschliessende Korkschicht wird bei den Laubbäumen nach einiger Zeit gesprengt, so dass das parenchymatische Gewebe frei in das Medium hineinragt; allerdings verkorken dann die Wände der ausserhalb des Organs befindlichen Zellen, so dass sie einen gewissen Schutz gegen die Einwirkung der Umgebung geniessen. Während es auf der Hand liegt, dass in das Pneumathodengewebe kein Wasser eindringen kann, denn die Verstopfungen füllen die Intercellularen zu dicht aus, bleibt es unverständlich, warum das Wasser nicht durch die verhältnissmässig grossen Intercellularen der Laubholzwucherungen in das Innere eindringt. Dass es nicht geschieht, geht aus dem dauernden Erfülltsein der Zwischenräume mit Luft hervor. Sie macht, wenn die Zellen nicht an sich schon braun oder dunkel gefärbt sind, das Gewebe weiss aussehen. Schenck giebt auch für das Aërenchym an, dass durch die Intercellularen das Wasser nicht eindringt. In allen diesen Fällen scheint die Luft gleichsam festgeklemmt zu sein und dem Wasser den Eintritt zu versperren. Allerdings bleibt es unklar, warum nicht schliesslich die Luft von dem Wasser gelöst wird und dies an seine Stelle tritt.

Es liegt nahe, sich die Frage vorzulegen, ob die Pneumathoden der Palmen und unsere Wucherungen an den Holzgewächsen irgend einen bestimmten Zweck haben, ob sie erzeugt werden, um einer bestimmten Function zu dienen. Auch ist diese Frage nicht zu umgehen, da Schenck das Aërenchym — und principiell sind die genannten Wucherungen von ihm nicht verschieden — als Einrichtungen auffasst, welche dazu bestimmt sind, dem Sauerstoffbedürfniss der Wurzeln resp. der untergetauchten Stämme zu ent-

sprechen, indem sich in ihren Intercellularen die Luft aus dem Wasser ansammeln soll.

Ich neige mich der Ansicht zu, dass die von mir beschriebenen Wucherungen der Palmen und der Laubhölzer nicht zum Zweck einer bestimmten Function entstehen, sondern dass es sich lediglich um durch das Medium verursachte Wucherungen handelt. Gegen eine Athmungsfunction scheint mir zu sprechen, dass die durch die Wucherung hervorgerufene Wunde entweder zeitweilig oder dauernd verschlossen wird. Das Auftreten zweckloser Wucherungen kann nicht überraschen — obendrein könnten sie zweckvoll sein, aber der Zweck anderswo liegen, als er gesucht wurde. Ein gutes Beispiel für eine zwecklose Wucherung als Reaction auf eine abweichende Beschaffenheit des Wurzelmediums liefert *Phaseolus multiflorus.* Unter Einwirkung verdünnter Glycerinlösungen fängt das Cambium der Wurzel an, mächtig in die Dicke zu wachsen, ohne dass sich dementsprechend oberirdische Organe ausbilden[1]). Wie bei dieser Pflanze unter Einwirkung der Glycerinlösungen das Cambium mächtig anfängt zu wachsen, reagiren andere Pflanzen auf eine Aenderung des Wurzelmediums mit einer Wucherung anderer Gewebe. Pfeffer[2]) hat darauf hingewiesen gelegentlich der Ausbildung der Intercellularen bei amphibischen Pflanzen, dass nicht alle derartigen Bildungen rein teleologisch aufzufassen sind. „Indess dürfen die durch äussere Verhältnisse erzielten Erfolge auch in diesem Falle nicht allein teleologisch beurtheilt werden.“ Nicht überall, wo ein intercellularenreiches Gewebe auftritt, hat man Einrichtungen zur Befriedigung des Sauerstoffbedürfnisses des betreffenden Organes zu suchen.

Die Ansicht, das Aërenchym sei eine Einrichtung, um in den Intercellularen Luft aus dem Wasser aufzusammeln, scheint mir an innerer Unwahrscheinlichkeit zu leiden. Kann die Luft oder der Sauerstoff, denn nur dieser ist für die Pflanze von Bedeutung, in die Lacunen des Gewebes hineingelangen, und wenn es der Fall ist, dringt er mit grösserer Geschwindigkeit in die Gewebe ein als durch das Periderm? Der Sauerstoff kann nur durch Diffusion hineingelangen; natürlich richtet sich sein Eindringen nach den Gesetzen über die Diffusion, kann aber beschleunigt werden durch

---

1) Wieler, Ueber Anlage und Ausbildung von Libriformfasern in Abhängigkeit von äusseren Verhältnissen. Botan. Zeitung 1889.

2) Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. 1, p. 163.

eine etwaige Luftverdünnung innerhalb der Gewebe. Ob Sauerstoff aus dem Wasser in das Gewebe eindringt, darüber kann in gewissen Fällen die Zusammensetzung der in den Intercellularen eingeschlossenen Luft entscheiden. Schenck hat für das Aërenchym von *Lythrum salicaria* eine Analyse der eingeschlossenen Luft ausführen lassen. Es wurden 30 % Sauerstoff gefunden, also bedeutend mehr als in der atmosphärischen Luft vorhanden ist. Durch Diffusion kann der Ueberschuss an Sauerstoff nicht aus dem Wasser in die Intercellularen gekommen sein, wenn in den Geweben normaler Luftdruck herrscht; denn das mit Sauerstoff gesättigte Wasser giebt an die normale Atmosphäre keinen Sauerstoff ab. Dahingegen dürfte man erwarten, dass das Wasser, welches meistens wohl nicht luftgesättigt sein wird, aus dieser sauerstoffreichen Atmosphäre Sauerstoff aufnimmt. Da hierbei aber eine Luftverdünnung in den Intercellularen eintreten würde, müsste etwas Wasser nachtreten, was wiederum ausgeschlossen sein soll. Eben dasselbe müsste zutreffen, wenn von vornherein in den Geweben eine Luftverdünnung geherrscht hätte. Ich halte es für wahrscheinlicher, dass der grössere Sauerstoffgehalt der Lacunen aus den oberirdischen Theilen der Pflanze herrührt, wo durch Assimilation Sauerstoff gebildet wird, der obendrein schneller diffundirt als der Stickstoff. Mir scheint es, nach dem Beispiel von *Lythrum* zu urtheilen, zweifelhaft, ob überhaupt ein Gasaustausch durch die Intercellularen stattfindet. Wenn aber ein solcher Gasaustausch statthat, kommt es darauf an, dass wenigstens kein Sauerstoff in's Wasser übertritt, sondern dass nur Sauerstoff eintritt und zwar mit einer entsprechenden Geschwindigkeit. Da unzweifelhaft Sauerstoff zusammen mit Wasser durch das Periderm hindurch aufgenommen wird, muss der Sauerstoff in die Intercellularen mit einer entsprechend grösseren Geschwindigkeit eintreten. Ob dies möglich ist, entzieht sich vollständig unserer Kenntniss, da es an den nöthigen Angaben fehlt, mit welcher absoluten Geschwindigkeit Sauerstoff aus dem Wasser durch Capillaren bestimmter Oeffnungsweite in die Luft diffundirt. Bis zur Erledigung dieser Vorfrage muss die endgültige Entscheidung, ob das Aërenchymgewebe als Athmungsgewebe aufzufassen ist, vertagt werden.

Will man die Wucherungen mit dem Athmungsbedürfniss in Zusammenhang bringen, so könnte man annehmen, dass sie eine Oberflächenvergrösserung zur Aufnahme von Wasser und des in ihm gelösten Sauerstoffs bezwecken. Dann bleibt nur unaufgeklärt,

warum die Lacunen im Aërenchym so gross sind, während die Wucherungen von Eiche, Buche, Esche und Ahorn auch noch durch ihre verkorkten Wände Wasser und Luft aufnehmen würden. Die Pneumathodenbildung würde allerdings nicht unter diesen Begriff zu bringen sein.

Wenn ich oben von einer inneren Unwahrscheinlichkeit hinsichtlich des Aërenchyms als Athmungsgewebe gesprochen habe, so bezog sich das darauf, dass es doch eigentlich für die Wurzel das normale Verhalten ist, die Luft im gelösten Zustande zu finden und, wenn ihr Zutritt nicht reichlich genug ist, Einrichtungen auszubilden, welche eine Sauerstoffaufnahme an einer grösseren Reihe von Punkten gestatten.

Wenn es also gegenwärtig zweifelhaft bleiben muss, ob die Pneumathoden der Palmen, die Wucherungen an unseren Holzgewächsen, das Schenck'sche Aërenchym und verwandte Bildungen mit Rücksicht auf einen bestimmten Zweck entstehen, so ist wenigstens so viel mit Sicherheit zu behaupten, dass sie einem Reiz, vielleicht in allen Fällen dem nämlichen Reiz, ihren Ursprung verdanken. Die Reizursache aber muss in der abweichenden Beschaffenheit des umgebenden von dem normalen Wurzelmedium gesucht werden. Wenn die Pflanzentheile untergetaucht vegetiren, im Wasser, im Schlamm, in der Wasserkultur, so wirken auf sie Verhältnisse ein, welche sich in mehrfacher Hinsicht von dem normalen Wurzelmedium unterscheiden. Der Sauerstoffgehalt ist vermindert, der Wassergehalt gesteigert; ausserdem fällt die chemische Beschaffenheit in's Gewicht. Schenck ist geneigt, den Reiz, welcher die Aërenchymbildung veranlasst, in dem verminderten Sauerstoffgehalt zu suchen. Aber diese Ansicht ist nicht näher begründet. Vor der Hand könnte mit demselben Recht der Reiz in der gesteigerten Wasserzufuhr gefunden werden. Es fehlt durchaus an experimentellen Untersuchungen, welche gestatten, ein ausschlaggebendes Gewicht zu Gunsten der einen oder anderen Ansicht in die Wagschale zu werfen. Auch die chemische Beschaffenheit des Mediums darf nicht ausser Acht gelassen werden. Erde, welche zu feucht gehalten wird, wird bekanntlich, wie der Gärtner sagt, sauer; es treten Stoffe auf, welche im gewöhnlichen Erdreich fehlen. Diese Stoffe könnten einen chemischen Reiz ausüben, wenigstens liegt ein solcher Gedanke nicht fern, wenn wir uns der Thatsache entsinnen, dass die Pneumathoden von Jost sowohl bei *Phoenix* wie bei *Chamaerops* an den Luftwurzeln beobachtet wurden, während

sie an den Wasserwurzeln bei der letzteren Pflanze ausblieben. Da auch in den Wasserkulturen der Wassergehalt abnorm gesteigert, der Sauerstoffgehalt abnorm vermindert ist, so müssten die Pneumathoden auch an den Wasserwurzeln von *Chamaerops* auftreten, wenn ihre Bildung auf dies Verhältniss zurückzuführen ist. Die Beschaffenheit des Wurzelmediums in den stark durchfeuchteten Kübeln unterscheidet sich von dem der Wasserkultur im Wesentlichen in chemischer Beziehung, und es liegt nahe, das abweichende Verhalten in der Pneumathodenbildung in beiden Medien auf chemische Verschiedenheiten zurückzuführen. Allerdings kann möglich sein, dass der Sauerstoffgehalt in den Kübeln doch noch geringer ist als in den Wasserkulturen, wenn dort etwa sauerstoffbedürftige Bakterien zur Entwickelung kommen sollten. Alsdann würden wir in *Phoenix reclinata* und *Chamaerops humilis* zwei gegen Sauerstoffdifferenzen in ungleichem Grade empfindliche Pflanzen haben. Ehe man mit Sicherheit entscheiden kann, welcher Reiz oder welche Reize für die Entstehung der Wucherungen maassgebend sind, und ob nicht bei den verschiedenen Arten von Wucherungen verschiedene Reize den Ausschlag geben, bedarf es noch umfassender experimenteller Untersuchungen.

Figuren-Erklärung.

Tafel VII.

Fig. 1. Mit Pneumathoden versehenes Wurzelsystem von *Phoenix reclinata* aus einer Wasserkultur.

Fig. 2. Skizze eines Längsschnittes durch eine Wasserpneumathode.

Fig. 3. Wurzelsystem eines Ahorns aus einer Wasserkultur. Mächtige Ausbildung spongiösen Gewebes.

Fig. 4. Mit Wucherungen versehenes Wurzelsystem der Buche aus einer Wasserkultur.

Fig. 5. Querschnitt durch die Wurzel von Ahorn mit dem spongiösen Gewebe, welche in Fig. 3 abgebildet worden ist. 18fach vergr.

Fig. 6. Querschnitt durch eine Wucherung an der Buchenwurzel. 55fach vergr.

Fig. 7. Querschnitt durch eine junge Wucherung von Ahorn. 45fach vergr.

Fig. 8. Querschnitt durch den inneren Theil einer Buchenwucherung, die Entstehung des Wucherungsgewebes zeigend. 570fach vergr.

Fig. 9. Querschnitt durch eine Wucherung am Wurzelsystem der Eiche. 55fach vergrössert.

Fig. 10. Längsschnitt durch das verkorkte Wucherungsgewebe bei *Populus canadensis*. 450fach vergr.

Untersuchungen über die Stärkebildung in den verschiedenartigen Chromatophoren.

Von

Hans Winkler.

Man theilt bekanntlich seit Schimpers[1]) grundlegenden Untersuchungen die Chromatophoren der Pflanzen nach dem Verhandensein oder Fehlen eines Pigmentes und nach der Art desselben in Chloroplasten, Leukoplasten und Chromoplasten ein. Sie sind Organe des Protoplasten, die verschiedenen Zwecken dienen. Speciell den Chloroplasten fällt die Aufgabe der Kohlensäureassimilation zu und damit zugleich auch in den meisten Fällen die der Stärkebildung. Doch findet sich vielfach auch in nichtgrünen Chromatophoren Stärke. Wo solche aber in einer Pflanzenzelle auftritt, ist ihr Vorhandensein, wie man trotz einiger gegentheiligen Angaben jetzt wohl allgemein annimmt, an die Existenz von Chromatophoren der einen oder der anderen Art geknüpft. Umgekehrt jedoch ist anscheinend nicht immer der Zelle mit der Existenz von Chromatophoren auch das Vermögen gegeben, Stärke zu erzeugen. Denn wir finden, wie bekannt, in vielen Pflanzen sowohl Chloroplasten als Leukoplasten, in denen niemals Stärke auftritt, und zumal in den meist „die passive Rolle eines Lockwerkzeuges für Thiere“ (Schimper, l. c., p. 3) spielenden Chromoplasten gehört das Auftreten von Stärkekörnern zu den Seltenheiten. Nun ist aber das normale Vorhandensein oder Fehlen der Stärke in den Chromatophoren noch kein sicheres Kriterium für deren Vermögen oder Unvermögen, solche zu bilden. Denn wir wissen seit den Versuchen von Böhm[2]), dass auch manche, normal stets stärkefreie Chlorophyllkörner zu mehr oder weniger reichlicher

---

1) A. F. W. Schimper, Jahrb. f. wiss. Botanik 1885, Bd. XVI, p. 1.
2) Böhm, Botan. Zeitung 1883, p. 36.

Stärkeabscheidung gebracht werden können, wenn man ihnen in geeigneter Weise von aussen Zucker zuführt. Auch für etiolirte Chloroplasten gilt, wie Böhm und Laurent[1]) fanden, das Gleiche. Später wurden diese Untersuchungen von Saposchnikoff[2]) und Zimmermann[3]) auf die Leukoplasten in den albicaten Stellen panachirter Blätter ausgedehnt, von Zimmermann (l. c., p. 31) auch noch auf die Chloroplasten eisenkranker Pflanzen und auf die stärkefreien Leukoplasten in den Epidermiszellen verschiedener Commelinaceen (l. c., p. 25), und zwar, mit Ausnahme der beiden letzterwähnten Fälle, mit dem Ergebnisse, dass die untersuchten Chromatophoren sich mehr oder weniger rasch und reichlich mit Stärke füllten. Meine Aufgabe war es nun, diese Untersuchungen für alle Arten der Chromatophoren vorzunehmen, mithin die Frage zu entscheiden, ob die Stärkebildung eine allgemeine Function der Chromatophoren ist oder nicht, und für jeden einzelnen Fall womöglich darzulegen, warum das Vermögen der Stärkeerzeugung, wenn vorhanden, im normalen Stoffwechsel der betreffenden Pflanze nicht in Anspruch genommen wird. Ich habe mich dabei auf die Chromatophoren der höheren Pflanzen beschränkt.

In der Literatur finden sich über den Gegenstand dieser Untersuchungen nur verstreute Angaben, die ich bei Behandlung der einzelnen Punkte des Näheren erörtern werde.

Zunächst handelte es sich, um eine Vergleichung zu ermöglichen, darum, einen Stoff aufzufinden, der bekanntermassen von allen oder wenigstens von möglichst vielen Pflanzen zur Stärkebildung verarbeitet werden kann. Ueber diesen Punkt, die Abhängigkeit der Stärkebildung von der chemischen Natur des zugeführten Stoffes, liegen eine ganze Reihe eingehender Untersuchungen[4]) vor, auf die ich nicht näher eingehen kann. Ich will nur zusammenfassend erwähnen, dass sich von der grossen Anzahl der geprüften Stoffe die folgenden als verwendbar zur Stärkebildung erwiesen haben: Aethylenglykol, Dextrin, Dextrose, Dulcit, Formaldehyd

---

1) Laurent, Bull. de la Soc. roy. de bot. d. Belg. 1888, XXVI, p. 243.

2) Saposchnikoff, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1889, p. 259.

3) Zimmermann, Beitr. z. Morph. u. Phys. 1893, p. 89.

4) Arth. Meyer, Botan. Zeitung 1886, p. 81. — Klebs, Unters. a. d. botan. Institut z. Tübingen, II, p. 538. — Laurent, Botan. Zeitung 1886, p. 151. — Bokorny, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1888, p. 116; Landw. Versuchsstat. 1889, p. 240. — Nadson, Botan. Centralbl. 1890, Bd. 42, p. 48 (Referat). — Acton, ebenda, Bd. 44, p. 224 (Referat).

(nach Bokorny, wenn es Algen als oxymethylsulfonsaures Natron dargeboten wird), Galaktose, Glycerin, Inulin, Laevulose, Maltose, Mannit, Melampyrit, Methylal, Methylalkohol, Saccharose und ein „Extract von natürlichem Humus“ (Acton). Bei weitem am geeignetsten zur Verarbeitung in Stärke sind für die allermeisten Pflanzen von diesen Stoffen in gleichem Maasse Dextrose und Saccharose [1]), so dass bei meinen Versuchen fast ausschliesslich Rohrzucker zur Verwendung kam.

Die Versuchsanstellung war — im Anschluss an die von Böhm und A. Meyer beschriebene — sehr einfach: von den zu untersuchenden Pflanzentheilen wurde die eine Hälfte auf Stärke geprüft, die andere, wenn die Prüfung das Fehlen der Stärke ergeben hatte, in mehrere, 1—2 qcm grosse Theilstücke zerlegt und auf die Lösung derart gebracht, dass sie theils mit der Unter-, theils mit der Oberseite darauf schwammen. Wenn sich die Lösung in einem mit einer Glasscheibe überdeckten Krystallisirschälchen befand, wobei die Deckscheibe auf zwei Glasbalken ruhte, um die nöthige Luftcirculation zu ermöglichen, und ihr nach genügendem Sterilisiren ein wenig Phosphorsäure beigemischt wurde, so erhielt sie sich oft mehrere Tage lang steril, und durch öfteren Wechsel der Lösung konnte ich die Blattstücke sogar mehrere Wochen lang völlig unverpilzt erhalten. Für den Stärkenachweis wurden die bekannten Methoden benutzt. Bei dickeren Schnitten oder ganz unzertheilten Pflanzentheilen erwies sich als bei Weitem beste Methode die Behandlung mit Jodchloralhydrat (5 Theile Chloralhydrat auf 2 Theile Wasser und einige Tropfen alkoholischer Jodlösung) nach vorherigem Auskochen in Wasser und 96 proc. Alkohol; die betr. Objecte waren in wenigen Minuten durchsichtig und liessen die geringsten Stärkemengen durch Blaufärbung erkennen. Für dünne Schnitte genügt Jodjodkali. Immer aber muss, wenn es sich um geringe Stärkequantitäten handelt, mikroskopisch untersucht werden; der makroskopische Befund allein genügt nicht. Denn oft sind deutlich nachweisbare Stärkemassen makroskopisch überhaupt nicht zu erkennen, und andererseits erblickt man bisweilen mit dem blossen Auge blaugefärbte Stellen, die, wie eine mikroskopische Untersuchung zeigt, gar nicht von Jodstärke herrühren, sondern von kleinen Anhäufungen von Jodkrystallen oder Pilzen oder von abgestorbenen, stark Jod speichernden Zellen.

1) Vergl. besonders A. Meyer, Botan. Zeitung 1886, p. 110.

Abhängigkeit der Stärkebildung von äusseren Factoren.

Es galt nun zuvörderst, um bei den Versuchen optimale Bedingungen herstellen zu können, an einigen leicht aus Zucker Stärke bildenden Objecten die Abhängigkeit der Stärkebildung von äusseren Factoren (Concentration der zugeführten Zuckerlösung, Temperatur, Licht, Sauerstoff) klarzulegen, da sich hierüber in der Literatur nur einige gelegentliche Bemerkungen vorfinden.

Was die Abhängigkeit der Stärkebildung von der Concentration der dargebotenen Nährlösung betrifft, so finden wir die ersten Angaben darüber schon bei Böhm (l. c. 1883, p. 37), der die Behauptung aufstellte, die endlich gebildete Stärkemenge sei bedingt durch die Concentration. Schimper[1]) stellte dann fest, dass Pflanzen, die normal keine Stärke erzeugen, erst durch eine höhere Concentration dazu veranlasst werden können als entstärkte. Meyer[2]) fand, dass im Allgemeinen eine 10proc. Lösung optimal sei, und dass eine Steigerung der Concentration bis zu 20 % nicht beschleunigend, eine Concentration von 5 % aber schon merklich weniger vortheilhaft wirke. Endlich bemerkt Saposchnikoff[3]), dass bei einigen Pflanzen eine 8 proc. Dextroselösung intensivere Stärkebildung bewirke als eine 2-, 4-, 6 proc. Höhere Concentrationen hat er später[4]) geprüft, ohne eine weitere Steigerung der Stärkeabscheidung constatiren zu können. Ich suchte nun zuerst die untere und obere Grenzconcentration zu finden, bei der gerade noch Stärke formirt wird. Schon Böhm hatte mit $^1/_4$ % Zuckerlösung noch positive Resultate erhalten. Ich konnte z. B. *Momordica elaterium*, die sich als sehr geeignetes Object erwies, noch auf 0,2 % Rohrzuckerlösung zur Stärkebildung bringen, nicht mehr aber, auch nach 3 wöchigem Verweilen der Blattstücke auf der Lösung, bei 0,1 %. Die untere Concentrationsgrenze liegt demnach hier zwischen $^1/_{10}$ und $^1/_5$ %. Für *Primula sinensis*, *Pelargonium zonale*, um nur noch einige Beispiele zu geben, liegt sie zwischen 0,2 und 0,5 %, für *Mnium* zwischen 0,05 und 0,1 %, durchschnittlich für entstärkte Pflanzen bei 0,2 %. Von diesem Minimum an ist bis ca. 10 % eine Steigerung der in gleicher Zeit gebildeten

1) Schimper, Botan. Zeitung 1885, p. 786.
2) Arth. Meyer, Botan. Zeitung 1886, p. 80.
3) Saposchnikoff, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1891, p. 299.
4) Referat in Botan. Centralbl. 1895, Bd. 63, p. 290.

Stärkemenge zu beobachten, die der Concentrationserhöhung ungefähr parallel geht. Weiterhin zeigen sich bis ca. 20 % keine erheblichen Unterschiede, während noch höhere Concentrationen wieder geringere und eine solche von 30 % in allen untersuchten Fällen gar keine Stärkebildung mehr zur Folge hatten. Dies gilt für die leicht Stärke bildenden Pflanzen; bei solchen, die normal keine Stärke im Blatte speichern, ändern sich, wie bereits Schimper erkannte, die Verhältnisse insofern, als bei ihnen das Minimum ganz erheblich höher liegt, nämlich durchschnittlich bei ca. 15 % (*Hyacinthus*, *Iris* u. a.) oder noch höher (18 % z. B. für *Saccharum officinarum*). Die obere Grenze ist auch für diese Pflanzen bei ca. 30 % erreicht. — Ein engbegrenztes Concentrationsoptimum existirt demnach nicht, da ja die Concentrationsstufen zwischen 10 und 20 % völlig gleichwerthig sind. Es wurde also bei meinen Versuchen immer eine 10proc. Zuckerlösung verwendet. Indessen wurden doch stets bei zarten Pflanzentheilen niedrigere, bei stark zuckerhaltigen höhere Concentrationen nebenher benutzt.

Ueber die Abhängigkeit der Stärkebildung von der Temperatur macht nur Böhm (l. c. 1883, p. 38) einige Angaben, wonach noch bei einer Temperatur von 7—7,5° C. Stärke aus Zucker gebildet wird, und wonach Temperaturunterschiede zwischen 10 und 20° C. keine bemerkenswerthe Differenz bedingen. Was zunächst das zur Stärkeerzeugung erforderliche Minimum der Temperatur anbelangt, so ist dies begreiflicherweise nicht für alle Pflanzen das gleiche; es richtet sich im Grossen und Ganzen nach den klimatischen Verhältnissen, unter denen die Pflanze gedeiht. Für unsere einheimischen Gewächse liegt es bei ca. 6—8° C., für tropische zwischen 12—15° C., für Moose sinkt es herab bis zu 2—3° C. Beachtenswerth ist dabei, dass es auch für ein- und dieselbe Pflanze nicht absolut constant ist. Wenn ich nämlich im Winter die stärkefrei persistirenden Blätter z. B. von *Primula elatior*, *Rhododendron hirsutum*, *Valeriana sp.* u. a., für die im Sommer zur Stärkebildung eine Mindesttemperatur von ca. 7° C. Bedingung war, bei einer Aussentemperatur von + 1° C. erntete, so begann in ihnen bei Zuckerzufuhr die Stärkeerzeugung schon bei + 3° C. Die oberhalb dieses Minimums gelegenen Temperaturen erwiesen sich bis ca. 20° C. um so günstiger, je höher sie waren; Temperaturen über 20° aber lassen keine weitere Steigerung der in gleicher Zeit gebildeten Stärkemenge erkennen. Die obere Grenztemperatur fällt mit derjenigen für die Lebensmöglichkeit überhaupt sehr nahe zusammen:

noch bei 45° C. vermochte ich in mehreren Fällen Stärkebildung nachzuweisen. — Also auch ein eng begrenztes Temperaturoptimum ist bei der Gleichwerthigkeit der über 20° C. liegenden Temperaturen nicht zu constatiren. Für meine Versuche kam daher ausschliesslich eine Temperatur von 20° C. zur Verwendung.

Dass das Licht zur Stärkebildung nicht nothwendig ist, ist längst bekannt. Möglich war es immerhin, dass es irgend welchen hemmenden oder fördernden Einfluss auf den Vorgang der Stärkeformirung ausübte, einen fördernden vielleicht auf die Chloroplasten, die ja nur im Lichte functioniren, einen hemmenden auf die Leukoplasten, die gewöhnlich immer bei Lichtausschluss arbeiten. Dies ist jedoch nicht der Fall; es wird im CO_2-freien Raum am Licht ebenso schnell und ebenso reichlich Stärke gebildet als im Dunklen, und zwar sowohl von Chloroplasten wie von Leukoplasten. — Nothwendig ist Sauerstoff. Durch Aether und Chloroform wird wie die Assimilationsthätigkeit so auch die Stärkebildung bei reichlichster Zuckerzufuhr unterdrückt.

Die Stärkebildungsfähigkeit der verschiedenartigen Chromatophoren.

Aus praktischen Gründen wird die Stärkebildungsfähigkeit von Chloroplasten, Leukoplasten und Chromoplasten gesondert behandelt werden; ich möchte jedoch von vornherein betonen, dass bezüglich des Vorganges der Stärkeerzeugung zwischen diesen drei Gruppen ein principieller Unterschied nicht besteht. Vielmehr ist anzunehmen, dass er bei allen dreien in gleicher Weise, unter denselben Bedingungen und aus denselben Stoffen erfolgt. Der Umstand, dass die Chloroplasten das zur Stärkebildung erforderliche Material selbst erzeugen, während es die anderen Chromatophoren stets von aussen zugeführt bekommen, bedingt keinen wesentlichen Unterschied. Wir müssen ja den Vorgang der Stärkebildung als einen regulatorischen ansehen, der — nach einer von Schimper[1]) begründeten Auffassung — in den Chromatophoren, gleichviel welcher Art, in dem Moment beginnt und beginnen muss, in dem die Concentration der gelösten Kohlehydrate in der Zelle ein gewisses Maximum überschreitet. Dieser kritische Punkt, bei dessen Ueberschreitung die Condensation der gelösten Assimilate

1) Schimper, Botan. Zeitung 1885, p. 783.

zu Stärke eingeleitet wird, ist für jede Pflanze ein specifischer und oft auch innerhalb derselben Pflanze für verschiedene Zellengruppen verschieden; bei normal schnell und viel Stärke bildenden Zellen liegt er so niedrig, dass man meist die gelösten Kohlehydrate in der Zelle mikrochemisch gar nicht nachweisen kann, bei solchen dagegen, die normal keine Stärke, sondern Zucker oder andere gelöste Assimilate speichern, liegt er sehr hoch, so hoch, dass er im normalen Stoffwechsel eben nie erreicht wird. Er ist übrigens, worauf wir gelegentlich noch zu sprechen kommen werden, auch für ein und dieselben Chromatophoren nicht zu allen Zeiten derselbe, sondern kann sich mit dem Alter der Zelle ändern.

I. Chloroplasten.

Wie bekannt, bilden normaler Weise nicht alle grünen Blüthenpflanzen in ihren Chloroplasten Stärke, sondern führen anstatt dieser nur Reservestoffe in gelöster Form. Auch finden wir, dass sonst stärkebildende Chlorophyllkörner zu gewissen Zeiten nie Stärke enthalten, wie die Blätter vieler wintergrüner Pflanzen im Winter, oder dass in ihnen bei gewissen Krankheits- und Desorganisations-Erscheinungen die Stärke fehlt, wie bei Etiolement, Chlorose und herbstlicher Verfärbung. Für alle diese stärkefreien Chloroplasten war die Frage zu beantworten, inwieweit ihre Stärkefreiheit auf dem Unvermögen, solche zu bilden, oder auf anderen Ursachen beruht.

Bezüglich der wintergrünen Pflanzen, in denen bei dem Eintritt niederer Temperaturen die sämmtliche vorhandene Stärke, auch die der Spaltöffnungen, in lösliche Kohlehydrate übergeführt wird [Rosenberg[1]), Lidforss[2])], wobei die Chloroplasten durchaus normal bleiben, hat Lidforss (l. c., p. 36) festgestellt, dass die letzteren den ganzen Winter über die Function der Stärkebildung haben: brachte er wintergrüne zuckerreiche Blätter in Zimmertemperatur, so wurde Stärke regenerirt. Dasselbe geschah, wenn ich sie bei solchen Temperaturen, bei denen ohne Zuckerzufuhr noch keine Stärkeregeneration erfolgt, mit 10 % Zuckerlösung fütterte. Wir haben hier Zellen, in denen der kritische Punkt der Stärkebildung dauernd überschritten ist, und deren völlig

1) Rosenberg, Botan. Centralbl. 1896, Bd. 66, p. 337.

2) Lidforss, ebenda, Bd. 68, p. 33.

functionsfähige Chlorophyllkörner lediglich die zu niedrige Temperatur verhindert, die Verdichtung des überschüssigen Zuckers zu Stärke vorzunehmen.

Wenden wir uns zu denjenigen Pflanzen, die in ihren Blättern nie Stärke, sondern nur gelöste Assimilate speichern, so kann man wohl auf Grund der bisherigen Untersuchungen behaupten, dass es unter ihnen nur sehr wenige geben wird, deren Chloroplasten das Vermögen, bei genügend gesteigerter Concentration ihres gelösten Kohlehydrates dieses zu Stärke zu condensiren, vollkommen verloren hätten. Es ist ja auch noch von keiner höheren Pflanze das völlige Fehlen der Stärke constatirt: wenn sonst nirgends, so ist doch in den Schliesszellen der Spaltöffnungen, in der Gefässbündelscheide oder in der Wurzelhaube immer Stärke vorhanden. Diese Pflanzen haben sich eben daran angepasst, ihre gelösten Kohlehydrate als solche bis zu einer Concentration zu speichern, bei der andere schnell Stärke bildende Pflanzen schon nicht mehr fähig wären, normal ihre Lebensfunctionen auszuüben. Das Vorhandensein von Pflanzen, deren Chloroplasten die Fähigkeit der Stärkebildung in Folge der dauernden Nichtinanspruchnahme dieser Function ganz eingebüsst haben, dürfte demnach nicht überraschen. Vielleicht gehört zu ihnen *Allium cepa*, das trotz zahlreicher Versuche verschiedener Forscher nie zur Stärkebildung gezwungen werden konnte, mit dem auch ich nur negative Resultate erhalten habe. Weder reichlichste Zuckerzufuhr bei optimalen Temperaturen, noch Erhöhung der Zellsaftconcentration durch starke Plasmolyse, noch Wachsthumshemmung durch Eingypsen, also Herabsetzung des Stoffverbrauches bei fortdauernder Stoffzufuhr, vermochten sie zur Stärkebildung zu veranlassen, und zwar weder junge noch alte grüne oder etiolirte Blätter, grüne oder etiolirte Keimlinge, noch die Chloroplasten der Blüthe oder die Leukoplasten im Wundgewebe an Blättern, Schuppen oder Stamm. Freilich lassen sich sichere Schlüsse bezüglich des Vermögens oder Unvermögens dieser Chloroplasten, Stärke zu formiren, aus diesen negativen Versuchsergebnissen nicht ziehen, und es ist sehr wahrscheinlich, dass es doch noch auf irgend eine Weise gelingen wird, auch die Zwiebel zur Stärkebildung zu bringen.

Dass auch etiolirte, des Chlorophylls völlig entbehrende Chloroplasten Stärke aus zugeführtem Zucker erzeugen können, hatte schon Böhm (l. c. 1883, p. 38) constatirt. Ich habe eine Anzahl Pflanzen (*Vicia faba*, *Phaseolus multiflorus*, *Zea mais*,

Cucurbita pepo, Primula sinensis, Momordica elaterium, Chrysanthemum indicum) daraufhin untersucht, ob zwischen den grünen entstärkten und den gelben vergeilten Chloroplasten bezüglich der Intensität des Stärkebildungsprocesses ein Unterschied besteht und gefunden, dass dies weder in Betreff der Ausgiebigkeit noch der Schnelligkeit der Stärkeformirung der Fall ist. Die etiolirten Chloroplasten weisen also keinerlei krankhafte Herabsetzung ihrer Fähigkeit, Stärke zu bilden, auf, vorausgesetzt natürlich, dass das Etiolement nicht so lange andauert, dass die Chloroplasten sich zu desorganisiren beginnen. Es geschieht dieser Desorganisationsprocess in ähnlicher Weise wie bei dem Absterben der Blätter im Herbst, worauf wir nun einzugehen haben.

Man findet in den herbstlich verfärbten Blättern nur selten nach dem Abfalle noch lösliche Kohlehydrate in grösserer Menge vor, meist werden diese mit dem grössten Theile der anderen noch verwendbaren Stoffe vorher in die Mutterpflanze zurückgezogen. Die sämmtliche Stärke wird dabei in Glukose u. s. w. verwandelt, und die Chlorophyllkörner desorganisiren sich, ein Vorgang, über den zuerst Sachs[1]) genauere Untersuchungen angestellt hat. Nach ihm lassen sich vier Typen im Verhalten der Stärke unterscheiden: a) sie verschwindet gleichzeitig mit dem Chloroplasten, b) sie verschwindet nach Zerstörung der Form des Chlorophyllkorns, während der Farbstoff selbst sich noch einige Zeit formlos erhält, c) sie verschwindet aus den völlig intact erscheinenden Chloroplasten, und d) Form und Farbe der Chlorophyllkörner verschwinden zuerst und erst mit der entfärbten Chlorophyllkornsubstanz die Stärke. In denjenigen Fällen, in denen Stärke und Stroma des Chloroplasten gleichzeitig verschwinden (Fall a, b und d) müssen wir als selbstverständlich annehmen, dass die Function der Stärkebildung den Chloroplasten bis zum Verschwinden des Stromas zukommt, gleichgiltig, ob Chlorophyll noch vorhanden ist oder nicht. Für den Fall c aber war zu entscheiden, ob in den äusserlich intact erscheinenden Chloroplasten mit dem Verschwinden der Stärke auch die Fähigkeit, solche zu bilden, erlischt. Dieser Fall ist z. B. bei *Sambucus nigra, Robinia pseudacacia* u. a. verwirklicht. Am 29. October wurden grüne Blätter von *Robinia pseudacacia* untersucht; sie enthielten normale, stärkefreie Chlorophyllkörner, deren

---

1) Sachs, Flora 1863, p. 193. — Vergl. die weitere Literatur bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, 2. Aufl., 1897, p. 615, Anm. 2.

im Freien bei + 2° C. sistirte Assimilationsthätigkeit schon nach einstündigem Verweilen in Zimmertemperatur wieder im Gange war, wie sich mit der Engelmann'schen Bakterienmethode nachweisen liess. Mit 10 % Zucker gefüttert, bildeten sie am Licht und im Dunklen in 4 Tagen grosse Mengen Stärke. Wurde aber ein solches Blatt bei günstiger Temperatur und Beleuchtung in feuchtem, mit CO_2 genügend versorgtem Raume gehalten, so war zwar Assimilationsthätigkeit nachweisbar, aber es kam auch nach 8 Tagen nie zur Stärkebildung, woraus hervorgeht, dass die Assimilation in diesen Blättern auch unter optimalen Bedingungen nicht mehr so ausgiebig ist, dass die zur Stärkebildung erforderliche Anhäufung der gelösten Assimilate zu Stande kommen könnte. Genau ebenso verhielt sich *Sambucus nigra*. Blätter, deren Chloroplasten sich bereits zu desorganisiren begannen, erwiesen sich als unvermögend, Stärke zu erzeugen, ebenso auch die Blätter solcher Pflanzen, bei denen der Vorgang der Stärkelösung dem Falle a, b und d entspricht, wenn in ihnen nur noch sich desorganisirende Chlorophyllkörner oder gar deren gelbe Zerfallkörnchen zu finden waren, (*Aesculus hippocastaneum*, *Vitis vinifera*, *Sedum spectabile*, *Polygonum Sieboldi*, *Ginkgo biloba*, *Acer dasycarpum* u. a.), obwohl die Zellen noch turgescent waren und der Zucker aufgenommen worden, also nach Beendigung des Versuches in den Zellen nachweisbar war. — Es ergiebt sich also, dass bei der herbstlichen Entlaubung die Chloroplasten der abfallenden Blätter so lange die Function der Stärkebildung beibehalten, als ihr Stroma noch keine Spuren beginnender Desorganisation erkennen lässt, und wenn in den noch völlig normalen Chlorophyllkörnern derjenigen Pflanzen, bei denen der Fall c verwirklicht ist, die Stärke fehlt, so beruht dies darauf, dass in Folge herabgesetzter oder durch äussere Umstände gänzlich sistirter Assimilation in den Zellen nie mehr die zur Stärkeerzeugung nöthige Concentration der gelösten Kohlehydrate eintritt. Ueberdies würde, auch wenn diese gegeben wäre, doch erst bei entsprechender Temperatursteigerung Stärke auftreten, denn auch *Robinia* und *Sambucus* vermochten trotz reichlicher Zuckerzufuhr bei + 2° C keine Stärke zu bilden. Das Minimum der Temperatur lag auch bei ihnen bei ca. 6°—8° C.

Die Chloroplasten chlorotischer Pflanzen. Bekanntlich macht sich bei Chlorophyllpflanzen der Mangel des Eisens schon äusserlich dadurch bemerkbar, dass sie nicht ergrünen: die Chloroplasten bleiben weiss und erscheinen zumeist auch in Gestalt und

Grösse reducirt[1]). Man nimmt seit Molisch's[2]) Untersuchungen über die Chlorose wohl meist an, dass dies Unterbleiben der Chlorophyllbildung eine Folge der krankhaften Veränderungen sei, die das Fehlen des Eisens in der ganzen Zelle mit sich bringe[3]). Vorhanden sind aber auch in ganz stark chlorotischen Blättern die Chromathophoren stets, wenn sie auch bald deformirt werden (Zimmermann, l. c., p. 53). Es fragt sich nun, ob mit der pathologischen Beeinträchtigung der Gesammtthätigkeit in der Zelle durch den Eisenmangel auch das Functioniren des Chlorophyllapparates eingeschränkt oder ganz verhindert wird, oder ob die Chloroplasten unabhängig von dem anderen Zellinhalt durch das Fehlen des Eisens nicht functionsunfähig werden. Allem Anscheine nach werden hier die beiden, den Chloroplasten zustehenden Functionen, die der CO_2-Zersetzung und die der Stärkebildung in ungleichem Maasse beeinflusst. Kohlensäurezersetzung konnte ich wie Zimmermann (l. c., p. 30) an stark chlorotischen Pflanzen mit Hilfe der Engelmann'schen Bakterienmethode in keinem Falle nachweisen. Die Kohlensäurezersetzung ist eben an das Vorhandensein des Chlorophylls geknüpft, und erst wenn dem eisenkranken Blatte Eisen in geeigneter Weise zugeführt und damit der normale Zustand in der Zelle wiederhergestellt wird, scheinen in dieser die, sich offenbar im Protoplasma abspielenden, der Assimilation vorausgehenden Vorgänge eingeleitet zu werden, die zur Chlorophyllbildung und damit zu nachweisbarer Sauerstoffausscheidung führen. Man wird also von der Function der Kohlenstoffassimilation annehmen dürfen, dass sie in den Chloroplasten unterdrückt ist in Folge der durch den Eisenmangel in der ganzen Zelle hervorgerufenen pathologischen Veränderungen, die eine Nichtbildung des Chlorophyllfarbstoffes zur Folge haben. Anders mit der Stärkebildung. Zimmermann (l. c., p. 29) hat mit chlorotischen Blättern von *Zea mais* und *Canna* einige Versuche angestellt, um die Stärkebildungsfähigkeit der Chromatophoren zu prüfen, und gefunden, dass diese „weder bei intensiver Beleuchtung, noch dann, wenn sie entweder im Dunklen oder im Hellen auf 10 % Rohrzuckerlösung schwammen, nachweisbare Stärkemengen" (l. c., p. 30) bildeten. Nun, Ersteres, das Unterbleiben der Stärkebildung bei intensiver Beleuchtung, ist selbst-

1) Zimmermann, Morphol. u. Physiol. d. Pflanzenzelle, 1893, p. 31.

2) Molisch, Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen, 1892.

3) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, 2. Aufl., 1897, p. 420.

verständlich, denn die Assimilation ist ja unterdrückt, und wo keine Assimilate da sind, und im Ueberschusse da sind, kann man keine Stärkebildung erwarten. Das Ausbleiben der Stärkeformirung aber bei Zuckerzufuhr von aussen vermochte ich nicht zu bestätigen. Vielmehr konnte ich bei *Zea mais* (zwei Varietäten), bei *Fagopyrum tataricum*, *Cucurbita pepo* und *Pisum sativum* in völlig weissen, stärkefreien Blattstücken — nur bei *Pisum* wurden die Blätter nicht ganz weiss, sondern blieben schwach grün — auf 10 % Rohrzuckerlösung im Hellen und Dunkeln Stärkebildung constatiren. Allerdings fand sie nur in mässigem Umfange statt; makroskopisch war keine Blaufärbung der benutzten Blattstücke nach der Jodbehandlung zu bemerken. Aber die mikroskopische Prüfung ergab, dass eine fünf bis sechs Zellenlagen breite Zone um den Schnittrand und streckenweise die Gefässbündelscheiden mit gar nicht unbeträchtlichen Stärkemengen gefüllt waren. Man könnte vermuthen, dass dies eine Wirkung der geringen Eisenspuren sei, die ja immer trotz grösster Vorsicht mit der Zuckerlösung wenigstens den dem Rande zunächst liegenden Zellen dargeboten werden. Allein, da auch in den nach Beendigung des Versuchs stärkeerfüllten Zellen keine Spur von Ergrünung zu bemerken war, und da ich die Versuche mit chemisch reiner Dextrose und möglichst sorgfältig gereinigten Gefässen mehrmals mit gleichem Erfolge wiederholt habe, so muss das Auftreten der Stärke doch wohl nicht der Gesundung der ganzen Zelle in Folge von Eisenzufuhr, sondern dem Vermögen der Chromatophoren zugeschrieben werden, auch ohne Fe und in der eisenkranken Zelle ihre Function der Stärkebildung auszuüben. Allerdings lässt sich nicht verkennen, dass diese Fähigkeit nur noch in beschränktem Maasse vorhanden ist, ein Umstand, der nicht überraschen kann, wenn man bedenkt, dass „bei der innigen Verkettung des ganzen Getriebes durch die Sistirung oder die abnorme Gestaltung einer einzelnen Thätigkeit“ — hier der CO_2-Zersetzung — „alle übrigen Functionen in Mitleidenschaft gezogen werden“ [1]. Es kommt ja hier schliesslich auch nicht auf das Ausmaass, sondern auf das Vorhandensein überhaupt der Fähigkeit an.

Beispiele: *Fagopyrum tataricum.* — Die Samen wurden nach der bekannten Methode zwischen feuchtem Fliesspapier zum Keimen gebracht, und die Keimlinge in einer von Molisch (l. c., p. 91)

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, 2. Aufl., 1897, p. 418.

empfohlenen Nährlösung erzogen, wonach auf 1 l destillirtes Wasser 1 g $Ca(NO_3)_2$, 1/4 g KCl, 1/4 g $MgSO_4$, 1/4 g KH_2PO_4 kamen. Die am 10. Juli angequollenen Samen hatten sich am 3. August zu Pflänzchen mit fünf Blättern entwickelt, von denen an mehreren Exemplaren das jüngste völlig weiss war. Alle Blätter, auch die grünen, waren stärkefrei. Auf 10 % Zuckerlösung bildeten Stücke der grünen Blätter in einem Tage am Licht und im Dunkeln viel Stärke, Stücke der weissen in der gleichen Zeit mit und ohne Licht nur geringe Spuren um den Schnittrand. Das am 10. August geerntete sechste Blatt eines Pflänzchens, das bedeutend kleiner blieb als die anderen und am Rande eben anfing abzusterben, hatte in den noch lebenden Zellen kleine desorganisirte Chromatophoren, denen das Vermögen, Zucker zu Stärke zu verarbeiten, abging.

Zea mais. — In gleicher Weise wurden Maissamen — und zwar von Pferdezahnmais und einer anderen, nicht näher bezeichneten Varietät — in eisenfreier Nährlösung gezogen; nach 4 bis 5 Wochen hatten die Pflänzchen fünf bis sechs Blätter gebildet, von denen bei einigen Exemplaren einige völlig weiss waren. Besonders schön war die Chlorose zu beobachten, wenn die älteren, grünen Blätter, soweit dies ohne weitgehende Schädigung des Keimlings möglich war, abgeschnitten wurden, um ein Nachziehen des Fe aus den älteren in die jüngeren Blätter zu verhindern. Alle Zellen, auch die Schliesszellen der Spaltöffnungen waren stärkefrei. Wurden Stücke der weissen Blätter auf 10 % Rohrzucker- oder Dextroselösung gelegt, so war schon am zweiten Tage zu constatiren, dass in der Nähe des Schnittrandes und eine Strecke längs der Gefässbündel mässige Stärkemengen zur Ablagerung gekommen waren, und zwar, ohne dass, auch bei Lichtzutritt, eine Spur von Ergrünung zu bemerken war. An neun verschiedenen Individuen erhielt ich das gleiche Resultat.

II. Leukoplasten.

Sehr vielen Leukoplasten, wie sie sich als kleine, farblose, kugelige Chromatophoren ja in fast jeder höheren Pflanze in grosser Anzahl finden, kommt schon normal die Function der Stärkebereitung zu. So insbesondere in den als Reservemagazine dienenden nicht grünen Pflanzentheilen, in Wanderbahnen, in der Wurzelhaube, in chlorophyllfreien Schmarotzern u. s. w. Indessen doch nicht allen.

So sind z. B. die Leukoplasten junger embryonaler Gewebe gewöhnlich nicht befähigt, Stärke zu bilden, und es ist fraglich, ob ihnen überhaupt eine Function zukommt. Auch in der Epidermis mit ihren Haaren, in der sie gewöhnlich an Zahl und Grösse reducirt erscheinen — nur bei Orchideen und Commelineen erreichen sie eine beträchtliche Grösse — sind sie stets stärkefrei und ist ihre physiologische Bedeutung zweifelhaft. Schliesslich sind auch die Leukoplasten in vielen Blüthen und Früchten, die in den albicaten Theilen panachirter Blätter, in Calluswucherungen und diejenigen der sogenannten „unterbrochenen Wanderbahnen" zeitlebens stärkeleer. Für alle diese Fälle galt es zu entscheiden, auf welchen Gründen ihre Stärkefreiheit beruht, besonders ob Functionsunfähigkeit deren Ursache ist.

Von den Leukoplasten in meristematischen Geweben wurde bereits erwähnt, dass sie meist keine Stärke führen. Sie stellen die Jugendzustände aller sich in der Pflanze findenden Chromatophoren dar und sind oft von so geringer Grösse, dass sie nur sehr schwer nachzuweisen sind. Mit Stärke füllen sie sich erst mit beginnender Ergrünung. Wurde ihnen Zuckerlösung in verschiedener Concentration dargeboten, was bei der Zartheit der Urmeristeme mit grosser Vorsicht geschehen musste, so blieben sie in allen untersuchten Fällen stärkefrei (*Tradescantia virginica* und *albiflora*, *Trifolium pratense*, *Phaseolus multiflorus*, *Pisum sativum*, *Cucurbita pepo*, *Zea mais*, *Philodendron*, *Vicia faba*, und zwar sowohl die Urmeristeme der Sprosse als die der Wurzeln und der Luftwurzeln bei *Aërides odoratum*, *Oncidium amictum*, *Vanda Boxburghi)*. Man hat dieses Unvermögen zur Stärkeerzeugung wohl darauf zurückzuführen, dass die Chromatophoren in den Urmeristemen ihre endgültige Ausbildung noch nicht erreicht haben, wie ihre sehr geringe Grösse von vornherein vermuthen lässt.

In der Epidermis mit ihren Anhangsgebilden sind die Chromatophoren in vielen Fällen als Chloroplasten vorhanden; meistens sind sie als mehr oder weniger reducirte Leukoplasten entwickelt, denen eine nachweisbare Function nur ausnahmsweise zukommt[1]. Ich habe aber keinen Fall aufgefunden, wobei diesen Leukoplasten die Fähigkeit, von aussen zugeführten Zucker zu Stärke zu verarbeiten, gänzlich verloren gegangen wäre, vorausgesetzt natürlich,

---

1) Vergl. Schimper, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVI, 1885, p. 50. — Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie, 2. Aufl., 1896, p. 104.

dass sie noch nicht desorganisirt waren. Nur diejenigen in der Epidermis vieler Commelineen und Orchideen bildeten bei Zufuhr von Zucker keine Stärke[1]), obgleich sie gerade hierin so gross sind, dass man sie kaum als functionslose Organe betrachten kann, sondern annehmen muss, dass ein Functionswechsel stattgefunden hat, über den allerdings Näheres noch nicht bekannt ist.

Weiterhin finden sich stärkefreie Leukoplasten in manchen Reservestoffbehältern. Bekanntlich wird in manchen Knollen und Zwiebeln keine Stärke, sondern Zucker, Oel und andere Reservestoffe in gelöster Form gespeichert[2]), während allerdings in den bei Weitem meisten unterirdischen Theilen auch derjenigen Pflanzen, in deren Chloroplasten es normal nicht zur Stärkespeicherung kommt (*Hyacinthus, Iris* und zahlreiche andere), Stärke in reichlicher Menge zu finden ist. Wie erwähnt, sind auch die Chloroplasten dieser Pflanzen durch Zuckerzufuhr fast ausnahmslos zur Stärkebildung zu bringen, und wie die Chloroplasten in den grünen Theilen derselben Pflanze verhalten sich die Leukoplasten der stärkefreien Reservestoffbehälter. Bilden die Chlorophyllkörner normal oder aus zugeführtem Nährmaterial Stärke, so thun es auch die Leukoplasten der unterirdischen Reservemagazine bei Zuckerzufuhr (z. B. *Allium schoenoprasum*) und umgekehrt *(Allium cepa)*. Dagegen waren die stärkefreien Leukoplasten in Oelsamen *(Ricinus communis, Cucurbita pepo, Helianthus annuus, Prunus cerasus, Pinus picea)*, wenn Schnitte durch die Samen auf 10 % Zuckerlösung gebracht wurden, nicht zur Stärkebereitung zu veranlassen, obwohl doch aus ihnen durch Theilung die Chromatophoren hervorgehen, die später bei der Keimung dieser Samen das Auftreten der Stärke hervorrufen. Die Gründe für dieses Unterbleiben der Stärkebildung mögen dieselben wie bei den Leukoplasten in Urmeristemen sein: die Leukoplasten sind noch nicht fähig zur Stärkebildung.

In mannigfacher Beziehung interessante Verhältnisse finden wir bei denjenigen Leukoplasten, die in den Zellen der von De Vries sogenannten unterbrochenen Wanderbahnen enthalten sind. De Vries[3]) fand nämlich im Anschluss an Untersuchungen von Sachs[4]), dass die Bahnen, in denen die Stärke vom Bildungs-

1) Vergl. Zimmermann, Morphol. u. Physiol. d. Pflanzenzelle, 1893, p. 25.

2) Vergl. Nägeli, Stärkekörner, 1858, p. 543.

3) De Vries, Landw. Jahrb., Bd. 6—8, 1877—1879; bes. Bd. 8, 1879, p. 444.

4) Sachs, Jahrb. f. wiss. Botanik, 1863, Bd. III, p. 183.

resp. Speicherungsort zum Verbrauchsort vorwiegend wandert, nicht immer ununterbrochene Zellenzüge darstellen, sondern dass sie streckenweise unterbrochen, d. h. stets stärkefrei sind. So hatte schon Sachs (l. c) darauf hingewiesen, dass z. B. im Meristem der Wurzelspitze die zur Haube wandernden Kohlehydrate, die in dieser sich als Stärke finden, niemals nachweisbar sind. Wir haben gesehen, dass in diesem Falle Functionsunfähigkeit der Leukoplasten der Grund ist, weshalb sie im Urmeristem nicht als Stärke auftreten können. Dass sie auch als gelöstes Kohlehydrat (Zucker etc.) nicht nachgewiesen werden können, kann nicht überraschen, wenn man bedenkt, dass ein solches ja auch in vielen assimilirenden und stärkespeichernden Zellen nicht mikrochemisch nachweisbar ist, obwohl es doch darin vorhanden sein muss. De Vries constatirte aber nun, dass gar nicht selten die Bahnen der Bildungsstoffe auch auf längere, bisweilen auf sehr lange Strecken unterbrochen scheinen. So findet man beispielsweise bei Kleekeimlingen, bei Kartoffeltrieben, bei Maispflanzen die Stärkebahnen auf längere Strecken immer stärkeleer. Um zu entscheiden, ob diese auffällige Erscheinung darauf beruht, dass die in den stärkefreien Zellen befindlichen Leukoplasten ihre Functionsfähigkeit verloren haben, wählte ich als Hauptversuchsmaterial die schnell wachsenden und wegen ihrer Zartheit leicht mit Chloralhydrat durchsichtig zu machenden Kleekeimlinge. In diesen von De Vries (l. c. 1887, p. 465) genau untersuchten Keimpflanzen fehlt, wenn sie eine Länge von ca. 1 cm erreicht haben und eben über die Erde hervorbrechen, im mittleren Theile der Wurzel, abgesehen von der Stärkescheide, die Stärke völlig; dafür ist Traubenzucker nachzuweisen. Kurz oberhalb des Wurzelmeristems tritt dann wieder in der ganzen Breite des Wurzelquerschnittes Stärke auf. Nach beendeter Keimung, d. h. nach vollendeter Ausbildung des ersten, noch ungedreiten Blättchens findet sich Stärke in folgenden Theilen: in allen grünen Geweben, im hypokotylen Glied bis kurz unterhalb der Insertion der Keimblätter im ganzen Parenchym, von da nach dem Wurzelvegetationspunkt zu nur noch eine kurze Strecke in der Stärkescheide, und dann erst wieder kurz oberhalb der Wurzelspitze im ganzen Parenchym (vergl. De Vries, l. c. 1877, Taf. XIII, Fig. 4 bis 6; Taf. XIV, Fig. 10—12). Wenn solche Keimlinge in allen Entwickelungsstadien mit 10 % Rohrzuckerlösung gefüttert wurden, so waren sie ausnahmslos nach 2—3 Tagen mit grossen Stärkemengen allenthalben förmlich vollgepfropft; nur die Urmeristeme

waren nach wie vor stärkefrei. Auch isolirte stärkefreie Bahnstücke füllten sich, in die Zuckerlösung geworfen, in einem Tage mit Stärke. Die Füllung geschah bei den Keimlingen derart, dass zuerst in der Gefässbündelscheide, dann erst im Parenchym Stärke auftrat. Zwischen grünen und etiolirten Keimlingen war ein Unterschied nicht zu constatiren. Gleiche Resultate ergaben die Versuche mit Kartoffeltrieben (vergl. De Vries, l. c. 1878, p. 218 und Taf. II und III) und mit Zuckerrübenkeimlingen (vergl. De Vries, l. c. 1879, p. 13 und Taf. I).

Die Fähigkeit, Stärke zu erzeugen, ist demnach noch allen diesen Leukoplasten eigen, und wenn sie unter normalen Verhältnissen nicht in Anspruch genommen wird, so kann der nächste Grund kein anderer sein als der, dass den Leukoplasten die zur Stärkebereitung verwendbaren Stoffe nur in einer so geringen Concentration dargeboten werden, dass noch keine Condensation zu Stärke stattfinden kann. Damit ist freilich die Erscheinung der unterbrochenen Wanderbahnen noch nicht erklärt. Ohne mich nun auf eine Erörterung der möglichen Gründe für deren Auftreten einlassen zu wollen, möchte ich die Vermuthung äussern, dass dieses vielleicht auf eine Veränderung der Eigenschaften der Leukoplasten mit fortschreitendem Alter der Zelle zurückzuführen ist. Es zeigt sich nämlich, dass sich bei den Pflanzen mit solchen unterbrochenen Wanderbahnen die Stärke immer in denjenigen Zellen vorfindet, die über das Theilungsstadium hinaus, aber noch in lebhafter Streckung begriffen sind. Sind sie dann ausgewachsen, so verschwindet die Stärke und wird nicht wieder regenerirt (vergl. De Vries, l. c. 1877, p. 482 und öfters), obwohl wir annehmen müssen, dass auch jetzt noch zur Stärkebildung taugliches Material in gleichen Quantitäten durch sie hindurchwandert, da ja auch jetzt die jüngeren Zellen stärkeerfüllt sind. Da nun, wie wir gesehen haben, die Leukoplasten auch der ausgewachsenen Zellen nach wie vor das Vermögen, Stärke zu formiren, besitzen, so vermuthe ich, dass sie, solange ihre Zellen noch energisch wachsen und also grossen Bedarf an stickstofffreiem Baumaterial aufweisen, die Fähigkeit haben, schon aus sehr wenig concentrirten Lösungen des gelösten Kohlehydrates dieses zu Stärke zu condensiren und dadurch für die Zelle zu sichern, dass sie aber nach Beendigung des Wachsthums ihrer Zellen diesen Verdichtungsprocess erst bei einer Concentration des Kohlehydrates vornehmen, welche die früher erforderliche um ein Vielfaches übertreffen mag. Wir werden

später, bei Besprechung der in Früchten vorkommenden Leukoplasten zu derselben Annahme einer Veränderung des kritischen Punktes der Stärkebildung, also der Eigenschaften der Leukoplasten mit dem Alter der Zelle gezwungen werden.

Ferner enthalten auch sehr viele weisse oder bunt gefärbte Blüthen und Früchte Leukoplasten, die nie Stärke bilden. Wir wissen seit Schimper's[1]) und Courchet's[2]) Untersuchungen über die Blüthenfarbstoffe, dass eine allgemeine Beziehung zwischen der Farbe eines in einer Pflanze auftretenden Pigmentes und seiner Form besteht, und zwar sind die violetten, rosaen und blauen Farben stets, die rothen meist durch Pigmente erzielt, die im Zellsaft gelöst sind, während die orange und besonders die gelben Farben in den allermeisten Fällen durch Chromoplasten erzeugt sind. Weisse und durch Zellsaft bunt gefärbte Blüthen — und mit diesen haben wir es vorläufig allein zu thun — enthalten gewöhnlich Leukoplasten, die aber in der Regel überaus zart und in geringer Anzahl vorhanden sind. Es giebt aber auch nicht wenig Blüthen, in denen anstatt der Leukoplasten Chlorophyllkörner vorkommen; besonders unter den kleinen, anemophilen Blüthen sind ja grüne keine Seltenheit. Aber auch in weissen Blüthen oder solchen mit gefärbtem Zellsaft finden sich bisweilen Chloroplasten[3]). L. Müller hält es für „sehr wahrscheinlich, dass die Chloroplasten im Blumenblatt-Mesophyll meist keine assimilatorische Thätigkeit entwickeln“ (l. c, p. 292), und dass deren Stärkegehalt darauf beruhe, dass ihnen von anderen Zellen das Material geliefert wird. Ich halte das für unwahrscheinlich, glaube vielmehr, dass sich diese Blumenblätter — von ganz grünen ist es ja so wie so selbstverständlich — ebenso verhalten wie die Laubblätter derselben Pflanze. In mehreren Fällen, z. B. bei *Dianthus barbatus*, *Veratrum nigrum*, *Adonis vernalis*, *Amaryllis formosissima*, *Delphinium consolida*, konnte ich auch direct mit Hilfe der Engelmann'schen Bakterienmethode Sauerstoffausscheidung beobachten. — Andere bunte Blüthen führen ausser gefärbtem Zellsaft noch Chromoplasten, so dass eine Combinationsfarbe zu Stande kommt, wie z. B. die rothen Tulpen, in deren Petalen die Zellen rothen Saft und gelbe, denen der gelben Tulpen völlig entsprechende Chromoplasten enthalten. Auch diese Fälle interessiren uns vorerst noch nicht.

1) Schimper, Jahrb. f. wiss. Botanik, 1885, Bd. XVI, p. 87 ff.

2) Courchet, Ann. d. sc. nat., 7. série, Bd. 7, 1888, p. 285 ff.

3) Vergl. darüber Luise Müller, Nova acta Leop., Bd. 59, 1893, p. 240, 291.

Was nun die, Leukoplasten enthaltenden, weissen oder bunten Blüthen anlangt, so haben sie mit wenigen Ausnahmen alle im Knospenzustande grössere oder geringere Mengen Stärke. Nach der Anthese verschwindet diese häufig, aber es sind doch, wie die vergleichenden Studien von Luise Müller (l. c., p. 240, 297) ergeben haben, im Grossen und Ganzen auch in offenen Blüthen „die stärkehaltigen oder stärkebereitenden Leukoplasten zahlreicher als die stärkefreien, functionslosen." Wo nach der Anthese die Stärke verschwunden ist, wird sie wahrscheinlich beim Aufblühen als Bau- und Athmungsmaterial verbraucht[1]). Diese Leukoplasten gehen entweder aus Chloroplasten hervor, die gewöhnlich stärkehaltig sind, und die allmählich mit ihren Stärkekörnern ihr Chlorophyll verlieren, oder aber sie sind schon in der Knospe als Leukoplasten vorhanden, in welchem Falle sie beim Aufblühen mehr oder weniger reducirt werden und sich nicht weiter theilen, sodass ihre Anzahl in der offenen Blüthe relativ gering zu sein pflegt. Sie sind also offenbar functionslos. Es handelte sich nun darum, die Frage zu entscheiden, ob das Unterbleiben der Stärkeregeneration in diesen Blüthen eine Folge davon ist, dass die Leukoplasten thatsächlich functionsunfähig geworden sind, oder ob sie auf zu geringe Stoffzufuhr zurückzuführen ist. Nach den Ergebnissen meiner Untersuchungen ist das Erstere, wenn überhaupt, jedenfalls nur höchst selten der Fall. Denn ich konnte diese Leukoplasten in verschiedenen Fällen durch Zuckerzufuhr wieder zur Stärkeabscheidung veranlassen, wobei gewöhnlich eine deutliche Gesundung, d. h. Grössenzunahme der Chromatophoren zu constatiren war. So z. B. bei *Catalpa speciosa*, den blauen Theilen von *Convolvulus tricolor*, *Cypripedium insigne*, *Galtonia candicans*, *Helleborus hybridus*, *Hyacinthen*, *Lilium*-Arten, *Linum grandiflorum*, *Lychnis coronaria*, *Magnolia*-Arten, *Nymphaea alba*, *Nymphaea Ortgiessi*, *Verbascum nigrum*. Die gebildeten Stärkemengen waren, entsprechend der verhältnissmässig geringen Anzahl der Stärkebildner, stets nicht bedeutend. Zahlreiche andere Blüthen ergaben allerdings negative Resultate. Trotzdem glaube ich den Schluss ziehen zu dürfen, dass sich auch die in den Blüthen befindlichen Leukoplasten bezüglich ihres Stärkebildungsvermögens so verhalten wie die Chloroplasten derselben Pflanze. Die negativen Versuchsergebnisse erklären sich wohl genügend durch die grosse Zartheit und Empfindlichkeit des dünnen Blumenblattgewebes und

---

1) Vergl. Schimper, Jahrb. f. wiss. Botanik, 1885, Bd. XVI, p. 105.

durch dessen an und für sich nur sehr kurze Lebensdauer. Es war in sehr vielen Fällen nicht möglich, die auf 2-, 5- und 10proc. Zuckerlösung schwimmenden Petalastücke länger als einen Tag lebend und trotz aller Vorsichtsmassregeln unverpilzt zu erhalten, so dass man als gewiss annehmen kann, dass noch manche Petala Stärke gebildet haben würden, wenn sie länger unversehrt und frisch geblieben wären. Indessen ist es natürlich durchaus nicht ausgeschlossen, dass in einigen Blüthenblättern deren Leukoplasten bis zur völligen Functionsunfähigkeit reducirt worden sind; die negativen Resultate gestatten aber wie gesagt nicht, sichere Schlüsse zu ziehen.

Hiernach beruht also das Ausbleiben der Stärkeregeneration in diesen offenen Blüthen darauf, dass den Petalen nicht mehr so viel organisches Material zugeleitet wird, als zur Stärkeabscheidung erforderlich ist. Für diese ist ja nöthig, dass Kohlehydrate im Ueberschusse vorhanden sind, und bei dem ökonomischen Arbeiten der Pflanze ist es wohl begreiflich, dass mit erfolgtem Abschlusse des Wachsthums der Blüthenblätter diesen nur das unbedingt nothwendige Material zugeführt wird, die anderen durch den Blüthenschaft wandernden Nährstoffe aber dem nunmehr energisch wachsenden Fruchtknoten zuströmen. So wird es erklärlich, dass man oft die oberhalb von den Ansatzstellen der Petala gelegenen Zellen mit grossen Stärkemengen erfüllt, diese selbst aber stärkefrei findet; der Bedarf regulirt eben die Stoffwanderung. — Unerklärt bleibt aber die Function der Stärke, wenn sie in der Blüthe verharrt und mit ihr abfällt. Meistens wird ja auch in den verhältnissmässig zahlreichen Blumen, in denen sich auch nach dem Erblühen Stärke nachweisen lässt[1]), diese vor dem Verblühen in gelöstes Kohlehydrat rückverwandelt, und wie bei der herbstlichen Entlaubung wandern die noch weiter verwendbaren Stoffe vor dem Abfallen der Blüthen zum grössten Theile in die Mutterpflanze zurück. Man hat von diesen Pflanzen anzunehmen, dass sie, falls in ihren Blüthenblättern Chloroplasten vorhanden sind, durch deren Assimilationsthätigkeit, falls darin Leukoplasten enthalten sind, durch fortdauernde reichliche Stoffzufuhr das Material für die Stärkebildung erhalten, und diese Annahme einer andauernder Stoffversorgung für die stärkehaltigen Blüthen gewinnt neben der vorhin gemachten Annahme einer sistirten Stoffzuleitung für die stärkefreien Blüthen ihre Existenzberechtigung, wenn man bedenkt, dass die stärke-

1) Vergl. L. Müller, l. c., 1893, p. 299.

haltigen Blüthenblätter durchgehends langlebiger sind als die stärkeleeren. In ihnen dauert also der Bedarf länger fort, daher auch der Nahrungszufluss. Was nun die Bedeutung der Stärke in denjenigen Blüthen betrifft, in denen sie auch nach dem Verwelken und Abfallen noch zu finden ist, also bei der Desorganisation der Chromatophoren nicht gelöst, sondern in den Zellsaft ausgestossen wird (*Ranunculus*-Arten, *Chelidonium majus; Hibbertia volubilis*, *Liriodendron tulipifera*, *Androsoemum officinale* nach Courchet), so haben wir für *Ranunculus* eine allerdings sehr problematische Erklärung von Möbius[1]), wonach die Stärkekörner Lichtreflectoren sind, bestimmt, den Glanz der Blüthenblätter zu erhöhen. In den anderen Fällen ist ihr Vorhandensein wohl ohne Bedeutung und vielleicht darauf zurückzuführen, dass den stärkehaltigen Zellen das Vermögen, die Stärke zu lösen, also Diastase zu produciren, verloren gegangen ist.

Einigermassen anders liegen die Verhältnisse bei den Leukoplasten enthaltenden Früchten. Auch ihnen kommen gewöhnlich im unreifen Zustande stärkehaltige Chloro- oder Leukoplasten zu, deren Stärke beim Reifen in Glykose, fettes Oel und andere Stoffe verwandelt wird[2]). Wir haben es hier also mit Zellen zu thun, in denen — wenigstens wenn sich die Stärke in Zucker verwandelt — die Zellsaftconcentration mit fortschreitender Reifung stetig erhöht wird; trotzdem wird die Stärke gelöst und nicht wieder regenerirt. Leider konnte ich nicht eine so grosse Anzahl von Fällen untersuchen, um sichere Schlüsse auf die Ursachen des Unterbleibens dieser Stärkeregeneration ziehen zu können. Nach den untersuchten Fällen aber erscheint es als wahrscheinlich, dass auch hier den Leukoplasten die Fähigkeit, Stärke zu erzeugen, nicht ganz und gar abhanden gekommen ist. Denn ich konnte in den reifen, schon völlig stärkefreien Früchten von *Symphoricarpus racemosa*, *Viburnum opulus*, *Rubus* sp., *Malus baccata*, *Malus communis*, *Vitis vinifera*, *Cotoneaster acutifolia*, *Atropa belladonna* in den Leukoplasten resp. Chloroplasten durch Zuckerfütterung mehr oder weniger reichliche Stärkebildung erzielen. Da dies, wie wir später sehen werden, auch noch mit einigen durch Chromoplasten gefärbten Früchten gelang, so erscheint die eben ausgesprochene Schlussfolgerung

1) Möbius, Botan. Centralbl. 1885, Bd. 23, p. 115.

2) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, 2. Aufl., 1897, p. 616. — C. Gerber, Ann. des sc. nat., 8. sér., Bd. 4, 1897, p. 275.

wenigstens nicht ganz ungerechtfertigt. Man muss hier, ähnlich wie bei den Leukoplasten der unterbrochenen Wanderbahnen, annehmen, dass die Chromatophoren im Verlaufe des Reifeprocesses allerdings ihre Eigenschaften ändern, aber nicht bis zu dem Grade, dass ihnen die Stärkebildungsfähigkeit ganz verloren ginge, sondern nur insoweit, als sie die Stärkecondensirung erst bei einem allmählich immer höher steigenden Concentrationsmaximum beginnen. Vielleicht ist diese Erscheinung hier als eine Anpassung aufzufassen an die durch biologische Momente bedingte Steigerung des Zuckergehaltes fleischiger Früchte. Möglich auch, dass mit dem Reifwerden die Diastaseproduction in dem Maasse zunimmt, dass die Stärke nicht persistiren kann; ich habe hierüber keine Untersuchungen angestellt. Es ist übrigens zu bedenken, dass in reifen Früchten wie in offenen Blüthen die Chromatophoren vielfach schon desorganisirt sind, so dass schon aus diesem Grunde in ihnen keine Stärke auftreten kann.

Ueber die Leukoplasten in den albicaten Stellen panachirter Blätter liegen bezüglich ihres Vermögens, Stärke zu bilden, ausgedehntere Untersuchungen von Saposchnikoff[1]) und Zimmermann[2]) vor. Ersterer entdeckte, dass auch in diesen Stellen, wenigstens bei einigen Pflanzen, Stärke auftritt, wenn man sie nach der Böhm'schen Methode mit Zucker versorgt; letzterer stellte insbesondere das Vorhandensein von Leukoplasten in den albicaten Theilen der meisten panachirten Pflanzen fest, jedenfalls aller derjenigen, die Stärke bei Zuckerzufuhr bilden. Ich suchte durch die Untersuchung einer möglichst grossen Anzahl solcher Pflanzen die Frage zu entscheiden, ob die Fähigkeit, künstlich zugeführten Zucker zu Stärke zu verarbeiten, eine allgemeine Eigenschaft der Leukoplasten panachirter Blätter ist, und in welchem Verhältniss das Vorhandensein oder Fehlen und die Intensität dieser Fähigkeit zu derjenigen der Chloroplasten steht. Das Ergebniss der Untersuchungen lässt sich dahin zusammenfassen, dass sich diese Leukoplasten bezüglich ihres Stärkebildungsvermögens genau so verhalten wie die Chloroplasten derselben Pflanze: wenn diese normal Stärke bilden oder solche wenigstens bei Zuckerzufuhr ablagern, so thun es auch die Leukoplasten bei Zuckerfütterung; kommt den Chlorophyllkörnern die Fähigkeit nicht zu, so auch nicht den Leukoplasten. Zimmermann (l. c., p. 89) erwähnt schon, dass er Leukoplasten,

1) Saposchnikoff, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1889, Bd. 7, p. 258.
2) Zimmermann, Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pflanzenzelle, 1893, p. 81.

denen in Folge des Albinismus das Vermögen zur Stärkebildung gänzlich verloren gegangen sei, nicht habe finden können, obwohl er angiebt, dass er die weissen Theile des Blattes von *Aralia Sieboldi* fol. var., deren Chloroplasten Stärke enthalten, und in deren albicaten Stellen er „grosse, farblose, blasenförmige Chromatophoren" fand, auf 10 % Zuckerlösung in 6 Tagen nicht zur Stärkebildung habe bringen können. Ich habe keine Gelegenheit gehabt, diese Pflanze nachzuprüfen, vermuthe aber, dass auch ihre Leukoplasten in irgend einer Weise, vielleicht mit höherer Zuckerconcentration, doch Stärke formiren werden. Anderenfalls wäre sie jedenfalls die einzige Ausnahme von dem Satze, dass sich diese Leukoplasten, die ja nichts anderes sind als reducirte Chloroplasten, wie die Chlorophyllkörner selbst der nämlichen Pflanze verhalten. Eine nur scheinbare Ausnahme bildet ferner *Pandanus Veitchi* fol. var., dessen Chloroplasten Stärke enthalten, während in den albicaten Theilen weder mit 10 % noch mit 15 %, 20 % und 25 % Zuckerlösung Stärkebildung zu erhalten war. Das Unterbleiben der Stärkeerzeugung erklärt sich hier damit, dass in den weissen Blattstellen überhaupt die Zellen keine Chromatophoren enthalten; wie Zimmermann (l. c., p. 110) konnte auch ich mit keiner der üblichen Tinctionsmethoden[1]) solche nachweisen, und wo keine Chromatophoren sind, ist natürlich an Stärkebildung nicht zu denken.

Ein Unterschied bezüglich der Schnelligkeit und Ausgiebigkeit der Stärkeformirung ist zwischen Chlorophyllkörnern und Leukoplasten nicht nachweisbar. Blattstücke, die grüne entstärkte und albicate Chromatophoren gleichzeitig enthielten, färbten sich nach Beendigung des Versuches mit Jod völlig gleichmässig blau. Wenn also normaler Weise in diesen Leukoplasten niemals Stärke auftritt, so beruht dies nicht auf Functionsunfähigkeit der Chromatophoren, sondern darauf, dass den albicaten Zellen seitens der grünen assimilirenden nie Kohlehydrate im Ueberschusse zugeführt werden. Es geschieht dies auch dann nicht, wenn man in abgeschnittenen, mit dem Stiel in Nährlösung stehenden Blättern, die man bei intensiver Beleuchtung und reichlicher Darbietung von Kohlensäure in dampfgesättigtem Raume hält, eine völlige Füllung der assimilirenden Zellen mit Assimilaten bis zur Maximalgrenze hervorruft[2]); auch dann geben die grünen Zellen von ihrem Ueber-

1) Vergl. Zimmermann, Botan. Mikrotechnik, 1892.

2) Saposchnikoff, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1890, p. 233; 1891, p. 293; 1893, p. 391.

schusse nicht so viel Kohlehydrate an die albicaten ab, dass diese Stärke bilden müssten.

Uebersicht der bisher untersuchten panachirten Pflanzen (Pflanzen, hinter deren Namen ein (S.) steht, sind von Saposchnikoff, solche, denen ein (Z.) folgt, von Zimmermann, die übrigen von mir untersucht worden).

a) Pflanzen, deren Chloroplasten normal, deren Leukoplasten mit 10 % Zuckerlösung Stärke bilden.

Abutilon vexillarium fol. var., *Aesculus hippocastanum* f. v., *Aletris fragrans* (S., wenig Stärke überall), *Ampelopsis heterophylla* f. v., *Aristolochia sipho* f. v., *Buxus sempervirens* f. v., *Croton irregulare* (Z.), *Curculigo recurvata* f. v. (S.), *Cyperus alternifolius* f. v. (S.), *Deeringia amherstiae* f. v. (S.), *Dieffenbachia hybrida* f. v., *Elaeagnus pungens* f. v. (S.), *Eranthemum tricolor* f. v., *Eranthemum versicolor* f. v. (Z.), *Evonymus japonicus* f. v., *Humulus japonicus* f. v., *Ilex aquifolium* f. v. (S.), *Impatiens sultani* var. *Wakeri* (Z.), *Ligustrum italicum* f. v., *Mesembryanthemum cordifolium* f. v. (Z)., *Nidularium Innocenti* f. v., *Osmanthus fragrans* f. v. (S.), *Pelargonium peltatum* f. v. (Z.), *Pelargonium zonale* f. v., *Phalaris arundinacea* f. v., *Reineckea carnea* f. v., *Sambucus nigra* f. v., *Sempervivum arboreum* fol. arg. var., *Solanum dulcamara* f. v., *Veronica Hendersoni* f. v. (Z.), *Vriesea tesselata* f. v.

b) Pflanzen, die normal nirgends Stärke im Blatt führen, mit Zucker aber solche in allen Zellen bilden:

Acorus gramineus f. v. (20 % Zuckerlösung), *Aspidistra elatior* f. v. (15 %), *Hemerocallis fulva* f. v. (Z., 10 %), *Ophiopogon jaburan* f. v. (20 %), *Phrynium variegatum* f. v. (10 %), *Tradescantia* sp. (10 %), *Zea japonica* (10 %), *Zebrina pendula* (Z., 10 %). Zimmermann fand bei *Zea japonica* f. v. eine Bevorzugung der Chlorophyllkörner vor den Leukoplasten in der Ausgiebigkeit der Stärkebildung, die ich nicht bestätigen kann; die von mir untersuchten drei Exemplare zeigten keinen derartigen Unterschied zwischen Chloro- und Leukoplasten.

c) Pflanzen, die normal im Blatt keine Stärke enthalten, solche auch mit Zucker nirgends bilden:

Agapanthus umbellatus f. v. (Z., 10 Tage, 10 % Zuckerlösung), *Agave americana* f. v. (14 Tage, 10 %, 20 %), *Calathea makayana* f. v. (S.), *Chlorophytum comosum* f. v. (14 Tage, 10 %, 20 %), *Hedera helix* f. v. (Z., 10 Tage, 10 %), *Hibiscus Cooperi* f. v. (Z.),

Phormium tenax f. v. (10 Tage, 10 %, 20 %), *Viburnum tinus* f. v. (S.). —

Endlich finden wir noch in den bei Verwundungen entstehenden Callusgeweben Leukoplasten, die keine Stärke enthalten, und deren Functionsfähigkeit zu prüfen war. Die Reiser der Versuchspflanzen wurden, oben und unten schief zugeschnitten, in sterilisirten feuchten Sand gesteckt und mit einer Glasglocke überstülpt, um einen dampfgesättigten Raum zu erhalten. Nach einigen Wochen hatten sich an beiden Enden gut brauchbare Wundwucherungen gebildet. Diese waren z. B. bei *Ribes grossularia* stärkefrei, während in den anderen lebenden Zellen des Zweiges mit Ausnahme des Cambiums reichlich Stärke angehäuft war. Wurden nicht zu dünne Längsschnitte durch das Reis in 10 % Zuckerlösung gebracht, so traten auch in den Calluszellen nach 2 Tagen Spuren, nach 5 Tagen sehr erhebliche Mengen Stärke auf. Ebenso bei *Ribes alpinum*, wo nach 5 Tagen das Wundgewebe ebenso vollgepfropft von Stärke war, wie die anderen Zellen des Zweiges. Auch der Callus von *Salix alba*, *Salix babylonica*, *Quercus sessiliflora*, *Populus pyramidalis* war nach 10 tägigem Verweilen in der Zuckerlösung stärkeerfüllt. Bei dem Wundgewebe von *Ampelopsis quinquefolia* erwiesen sich einige Zellen an der unteren, im Sande steckenden Schnittfläche in geringem Maasse stärkehaltig, das an der oberen war stärkefrei; mit 10 % Zuckerlösung füllten sich in 6 Tagen beide völlig.

Also haben auch die Leukoplasten der Calluszellen ebenso wie die in anderen Geweben derselben Pflanze die Fähigkeit der Stärkeabscheidung, und wenn es zu dieser ohne Darbietung reichlicher Zuckermengen von aussen nicht kommt, so ist der Grund dafür offenbar in dem, mit dem energischen Wachsthum der Calluszellen verknüpften grossen Stoffverbrauche zu suchen, der eine übermässige Ansammlung der gelösten Kohlehydrate, wie sie zur Stärkebildung erforderlich ist, gar nicht zu Stande kommen lässt. In gleicher Weise ist auch das Auftreten von Stärke in der unteren Callusmasse der erwähnten *Ampelopsis*-Zweige als Folge einer Wachsthumshemmung aufzufassen, die das wachsende Gewebe durch den dichten Sand erfuhr. Auch hier verhalten sich wieder die Leukoplasten wie die Chloroplasten derselben Pflanze: in Pflanzen, deren Chlorophyllkörner mit Zucker keine Stärke bilden wie *Allium cepa*, *Agave americana*, bilden auch die Leukoplasten der Calluszellen keine, während die im Callus von *Hyacinthus* und anderen, normal

stärkefreien, mit Zucker aber stärkebildenden Gewächsen auch ihrerseits den zugeführten Zucker zu Stärke verarbeiten können.

III. Chromoplasten.

Wie besonders von Schimper[1]) klargestellt wurde, entstehen die Chromoplasten in den Blüthen und Früchten der höheren Pflanzen stets aus Chloroplasten oder Leukoplasten, eine Umwandelung, die von mehr oder weniger hervortretenden Gestaltsveränderungen begleitet zu sein pflegt. Sie besitzen wie die anderen Chromatophoren einen farblosen Plasmakörper, das Stroma, dessen zahlreiche Vacuolen mit Farbstoff in Gestalt von amorphen „Grana" oder von Krystallen erfüllt sind. Mit der Bildung dieses Pigmentes ist bei den in Blüthen und Früchten, also relativ kurzlebigen Pflanzentheilen befindlichen Chromoplasten gewöhnlich eine Abnahme des Stromas bis zu dessen völligem Verschwinden verknüpft, das indessen eine bedeutend längere Existenz in den Fällen hat, wo die Chromoplasten sich in vegetativen Organen befinden und hier direct die Rolle von Stärkebildnern spielen [so in chlyrophyllfreien Schmarotzern, wie *Neottia nidus avis*, nach Schimper[2]); *Apteria setacea*, *Voyria trinitatis*, *Voyria uniflora*, *Burmannia capitata* nach Johow][3]). Es giebt also hiernach Chromoplasten, denen schon normaler Weise trotz der Metamorphose die Function der Stärkebildung obliegt. Dies ist dagegen bei den in Blüthen und Früchten enthaltenen Chromoplasten nicht der Fall. Während nämlich die Chloroplasten und Leukoplasten, aus denen sie ausnahmslos hervorgehen, in den meisten Fällen Stärke enthalten, wird diese mit verschwindenden Ausnahmen während der Bildung des Pigmentes [Courchet][4]), und bevor das Chromatophor seine definitive Grösse und Gestalt angenommen hat, aufgelöst und nicht wieder regenerirt. Ueber ihre Bedeutung für das Leben der Blüthen und die Gründe ihres Verschwindens gilt natürlich das bei den Leukoplasten enthaltenden Blüthen Gesagte.

Es war aber noch zu prüfen, ob, wie diesen Leukoplasten, so auch den Chromoplasten nach erfolgter Metamorphose noch die

1) A. F. W. Schimper, Botan. Zeitung 1883, p. 129.
2) Schimper, Jahrb. f. wiss. Botanik 1885, Bd. XVI, p. 118.
3) Johow, ebenda, p. 419.
4) Courchet, Ann. d. sc. nat., 7. série, Bd. 7, p. 284.

Fähigkeit der Stärkebildung zukommt, oder ob die Umwandelung von so tiefgreifenden Aenderungen begleitet ist, dass Functionsunfähigkeit des Chromatophors die Folge ist. In der Literatur finden sich hierüber, nachdem Schimper (l. c. 1885, p. 105) gelegentlich erwähnt hatte, dass die Stärkekörner in den Chromoplasten nach erfolgter Metamorphose bisweilen während einiger Zeit fortfahren zu wachsen, nur eine Angabe bei Arthur Meyer[1]), der in zwei Fällen, bei der Wurzel der Möhre und bei der Blüthe von *Ranunculus ficaria* durch directe Beobachtung feststellte, dass auch in fertig ausgebildeten Chromoplasten Stärkekörner wachsen können. Für die Untersuchung nach der Böhm'schen Methode ergaben sich freilich verschiedene Schwierigkeiten. Wie erwähnt, ist in den offenen Blüthen das Stroma des Chromoplasten öfters sehr reducirt oder völlig resorbirt, und die Grana oder Farbstoffkrystalle liegen unregelmässig in der Zelle vertheilt. Dann ist selbstverständlich, wie in den herbstlich verfärbten Laubblättern mit den gelben Zerfallskörnchen ihrer desorganisirten Chloroplasten, in diesen Petalis an Stärkebildung nicht mehr zu denken, die denn auch in den untersuchten Fällen ausblieb. Andererseits haben wir gesehen, dass die Stärke erst kurz vor der Resorption des Chromatoplasmas oder, in seltenen Fällen, überhaupt nicht gelöst wird, und so lange die Chromoplasten noch Stärke enthalten, können sie selbstverständlich nach unserer Methode nicht auf ihre Stärkebildungsfähigkeit geprüft werden, die wir ihnen dann vielmehr ohne Weiteres zuschreiben müssen. Es mussten daher solche Fälle herausgesucht werden, in denen die Leukoplasten oder Chloroplasten, aus denen die Chromoplasten hervorgehen, von Anfang an keine Stärke enthielten, — und diese Fälle sind selten und zudem in der Mehrzahl bei solchen Pflanzen verwirklicht, die so wie so gar nicht oder nur schwer Stärke aus Zucker bilden, — und solche, in denen das Stroma auch nach der Lösung der Stärke noch genügend lange persistirt, um zu den Versuchen benutzt werden zu können. Solcher Blüthen und Früchte wurden eine sehr grosse Anzahl geprüft, von denen jedoch nur die folgenden mit 5 % oder 10 % Rohrzuckerlösung zur Stärkeregeneration gebracht werden konnten: *Canna indica*, *Corydalis lutea*, *Diervillea lonicera*, *Erysimum Porowskianum*, *Hemerocallis fulva*, Blüthe und Frucht von *Lycopersicum esculentum*, *Narcissus*-Arten, *Nuphar luteum*, *Nym-*

1) Arthur Meyer, Untersuchungen über die Stärkekörner, 1895, p. 159.

phaea marliacea chromatella, Frucht von *Physalis Alkekengi*, *Thladiantha dubia*, *Tropaeolum majus*, *Tulipa*-Arten, *Sedum*-Arten, *Zygophyllum fabago*. Auch hier aber glaube ich, wie bei den Leukoplasten enthaltenden Blüthen, trotz der verhältnissmässig geringen Anzahl der positiven Resultate den Schluss ziehen zu dürfen, dass auch den Chromoplasten im Allgemeinen das Vermögen, Stärke zu formiren, zuzuerkennen ist, solange ihr Chlomatoplasma überhaupt noch functionfähig ist. Die negativen Resultate erklären sich wohl auch hier zur Genüge durch die Empfindlichkeit und Hinfälligkeit der zarten Blumenblätter, vielleicht auch in einzelnen Fällen damit, dass das Stroma der Chromoplasten in den Versuchsblättern doch nicht lange genug persistirte, um zur Stärkebildung gebracht werden zu können.

Dagegen lassen sich verschiedene Thatsachen zur Unterstützung der eben gezogenen Schlussfolgerung heranziehen. Zunächst das gelegentliche Persistiren der Stärke auch in offenen, Chromoplasten enthaltenden Blüthen (z. B. *Liriodendron tulipifera*, *Iris sibirica*, *Phytolacca decandra*, *Ranunculus*-Arten, *Linum catharticum*, *Potentilla recta*, *Azalea procumbens* u. a.). Dass die Stärke in diesen Blüthen persistirt, etwa weil die Fähigkeit, sie zu lösen, verloren gegangen sei, ist kaum für alle Fälle anzunehmen; in einigen Fällen wird sicherlich das scheinbare starre Verharren der Stärke aufzufassen sein als ein continuirlicher Process von Lösung und Wiederbildung. Eine noch stärkere Stütze aber für die Berechtigung der Verallgemeinerung meiner wenigen positiven Resultate auf alle Chromoplasten liegt in der schon erwähnten Thatsache, dass in gewissen chlorophyllfreien Schmarotzerpflanzen den Chromoplasten direct die Rolle von Stärkebildnern zukommt. Schliesslich kann ich noch einen experimentellen Beleg anführen, betreffend die Chromatophoren in winterlich verfärbten Coniferennadeln.

Bekanntlich zeigen im Winter die meisten Coniferen unserer Breiten eine mehr oder weniger auffällige Braun-, Gelb- oder Rothfärbung, eine Erscheinung, die von Schimper (l. c. 1885, p. 166) damit erklärt wurde, dass die Chloroplasten dieser Coniferennadeln durch die combinirte Wirkung von Kälte und Licht eine mehr oder weniger vollständige Umwandlung zu Chromoplasten erfahren, welche dann beim Eintritt der wärmeren Jahreszeit wieder rückgängig gemacht wird. Diese Chromoplasten entsprechen vollkommen denen der Blüthen und Früchte, denn „in beiden Fällen wird ja das Chlorophyll zerstört, während andere Farbstoffe an dessen Stelle,

vielleicht auf dessen Kosten entstehen“ (l. c., p. 166). Sie sind immer stärkefrei, wie ja überhaupt winterharte Blätter ihren ganzen Stärkevorrath bei Eintritt kalter Witterung in Glykose und ähnliche Stoffe umzuwandeln pflegen. Ihre Assimilatinsthätigkeit ist, wie Ewart[1]) constatirte, vollkommen sistirt und wird erst wieder aufgenommen, wenn das Chlorophyll regenerirt zu werden beginnt, was nach 3- bis 5 wöchigem Aufenthalte der Zweige bei einer Temperatur von 10—15° C. vollständig eingetreten ist. Anders die Stärkebildungsfähigkeit. Während nämlich begreiflicher Weise ohne Zuckerzufuhr von aussen Stärke erst dann wieder in den Chromatophoren zu finden ist, wenn mit Beendigung der Chlorophyllregeneration die Assimilationsthätigkeit im vollen Umfange wieder aufgenommen worden ist, konnte ich in Zweigen von *Biota orientalis*, an denen die Umwandlung der Chlorophyllkörner zu Chromoplasten sehr schön und deutlich zu beobachten war, die letzteren durch Fütterung mit 10% Rohrzuckerlösung bei Zimmertemperatur schon in drei Tagen mit Stärke füllen. Die Wiederbildung des Chlorophylls hatte nach Beendigung des Versuches gerade erst begonnen, und die Assimilation war demgemäss minimal, aber die gebildeten Stärkemengen waren, auch wenn der Versuch völlig im Dunkeln angestellt wurde, recht erheblich. Leider war in dem milden Winter 1897/1898 die Erscheinung an anderen Coniferen gar nicht oder in zu geringem Maasse ausgebildet, sodass ich Parallelversuche an anderen Arten nicht vornehmen konnte; die Versuche mit *Biota* wurden aber mehrmals mit gleichem Erfolge wiederholt.

Wir haben also auch hier wieder typisch ausgebildete Chromoplasten, denen das Vermögen der Stärkebildung in reichlichem Maasse zukommt, und mit diesem Ergebniss ist ein weiterer Beleg für unsere Ansicht gewonnen, dass allen Chromoplasten, solange ihr Chromatoplasma überhaupt noch functionsfähig ist, die Fähigkeit der Stärkebildung zuzuschreiben ist.

Zusammenfassung und Schlussbetrachtungen.

Fassen wir zum Schluss die Ergebnisse unserer Untersuchungen kurz zusammen. Wir haben gefunden, dass nicht nur die Chloroplasten entstärkter Blätter, sondern auch, soweit die bisherigen Erfahrungen reichen, mit gewissen Ausnahmen diejenigen anderer Pflanzen,

1) Ewart, Journ. of Linn. Soc. 1896, p. 391.

in deren normalem Stoffwechsel keine Stärke in den Blättern auftritt, fähig sind, solche aus von aussen zugeführtem organischem Nährmaterial zu bilden; dass diese Fähigkeit auch etiolirten und eisenkranken Pflanzen nicht verloren geht, und dass sie beim herbstlichen Absterben des Laubes so lange beibehalten wird, als das Stroma der sich desorganisirenden Chlorophyllkörner noch intact erscheint. Wir haben weiter gesehen, dass auch die in den verschiedensten Geweben der Pflanzen sich findenden Leukoplasten, soweit sie normal nicht schon Stärke bilden, dies wenigstens bei Zuckerzufuhr thun, mit einigen wenigen Ausnahmen, in denen (Urmeristem) die Leukoplasten jedenfalls noch nicht bis zur vollen Functionsfähigkeit hinsichtlich der Stärkebildung gediehen sind, oder aber (Epidermis einiger Pflanzen) ein Functionswechsel stattgefunden hat. Auch die sonst wohl functionslosen Leukoplasten in den albicaten Theilen der Blätter panachirter Pflanzen, sowie diejenigen in Calluszellen, fanden wir fähig, Stärke zu bilden. Schliesslich ergaben die Untersuchungen über die Chromoplasten, das auch ihnen das Vermögen der Stärkeabscheidung nicht abzusprechen ist, so lange wenigstens ihre protoplasmatische Grundlage noch intact und functionsfähig ist. Man kann aus diesen Resultaten wohl den Schluss ziehen, dass die Stärkebildung eine allen Chromatophoren der höheren Pflanzen wenigstens ursprünglich eigene Function ist. Wenn diese Function im normalen Stoffwechsel verschiedener Pflanzen oder einzelner Zellen nicht in Anspruch genommen wird, so ist Functionsunfähigkeit der Chromatophoren in den seltensten Fällen der Grund. Die directe Ursache davon ist in der grossen Mehrzahl der Fälle vielmehr die, dass in den diese Chromatophoren enthaltenden Zellen nicht eine so hohe Concentration des zur Stärkebildung verwendbaren gelösten Kohlehydrates eintritt, als nothwendig ist, um die Chromatophoren zur Thätigkeit zu veranlassen. Die Gründe, weshalb die bis zur Erzielung einer so hohen Concentration erforderliche Zufuhr des betreffenden Kohlehydrates unterbleibt, können sehr verschiedene sein; ich habe sie für jeden einzelnen Fall anzudeuten versucht.

Dieses Ergebniss, wonach also die Stärkebildung eine allen Chromatophoren der höheren Pflanzen zukommende Function ist, vermag uns noch wichtige Anhaltspunkte für die Beurtheilung verschiedener anderer die Chromatophoren betreffender Fragen zu geben. Schon Schimper (l. c. 1885, p. 188) hat aus der Uebereinstimmung der in den Chromatophoren auftretenden Producte den

Schluss gezogen, „dass Chloroplasten, Leukoplasten und Chromoplasten eine ganz ähnliche plasmatische Grundlage, in welcher sich ähnliche chemische Vorgänge abspielen, besitzen". Der hier ausführlich erbrachte Nachweis der Allgemeinheit des Stärkebildungsvermögens ist wohl geeignet, diese Ansicht Schimper's zu bestätigen. Schimper fährt fort: „Es fragt sich ferner, ob bei den Metamorphosen der Chromatophoren das Auftreten resp. Verschwinden der Pigmente von Veränderungen in der Beschaffenheit des Stromas begleitet ist. Meyer nimmt an, dass dasselbe beim Uebergang der Chloroplasten in Leukoplasten oder Chromoplasten reducirt wird, was wohl für manche, aber nicht alle Fälle gilt. Es giebt aber einige Gründe, die, wie ich glaube, entschieden für einen Unterschied in den Eigenschaften des Stromas der verschiedenartigen Chromatophoren sprechen, so z. B. reagiren die Chloroplasten sowie die auch chlorophyllhaltigen Chromatophoren der braunen und rothen Algen verschiedenen Reizen gegenüber mit Gestaltsänderungen, während die Leukoplasten und Chromoplasten, soweit untersucht, sich ganz passiv verhalten. Auf einen solchen Unterschied muss man auch gewiss die oft tiefgreifenden Gestaltsänderungen, welche die Metamorphosen begleiten, zurückführen; wie in diesem und dem vorigen Abschnitt gezeigt wurde, werden die kugeligen Leukoplasten zu scheibenförmigen Chloroplasten und umgekehrt, und die Chromoplasten erhalten meist, ganz abgesehen von etwaigen Krystallbildungen, eine von den übrigen Chromatophoren derselben Pflanze sehr abweichende Gestalt".

„Dagegen glaube ich nicht, dass man ohne Weiteres als Beweis für einen Unterschied in den Eigenschaften des Stromas das ungleiche Verhalten der verschiedenartigen Chromatophoren in Bezug auf die Assimilation betrachten kann; es wäre wohl denkbar, dass das Auftreten von Chlorophyll resp. eines anderen geeigneten Pigments allein schon genügte, um ohne weitere Modification bisher nicht assimilirendes Chromatoplasma der Assimilation fähig zu machen" (l. c. 1885, p. 194/195). Zugegeben auch, dass in manchen Fällen die Metamorphose des Pigmentes der Chromatophoren mit gewissen Veränderungen in der Beschaffenheit des Chromatoplasmas Hand in Hand gehen mag, wesentlich können diese Veränderungen jedenfalls nicht sein, da, wie wir gesehen haben, durch sie die wesentliche Function der Chromatophoren, die der Stärkebildung, in keiner Weise berührt wird. Ob dem Stroma Pigment eingelagert ist oder nicht, und ob dies Chlorophyll oder ein anderer,

chemisch jedenfalls sehr differenter Farbstoff ist; ob er in Gestalt amorpher Grana darinliegt, oder ob er krystallisirt ist; ob wir es mit kleinen kugeligen Leukoplasten oder mit grossen scheibenförmigen Chloroplasten oder mit unregelmässig contourirten, durch grosse Farbstoffkrystalle vielleicht bizarr verzogenen Chromoplasten zu thun haben, — immer finden wir das Stroma, wenn überhaupt noch nicht so weit reducirt, dass es gänzlich functionsunfähig geworden wäre, fähig zur Stärkebildung. Dieser Umstand, die Unabhängigkeit des Stromas von dem Vorhandensein und der Form des Pigmentes, kann schliesslich als Stütze für die oben citirte Vermuthung Schimper's angesprochen werden, dass das blosse Auftreten von Chlorophyll bisher nicht assimilirendes Chromatoplasma ohne weitere Modification assimilationsfähig mache, und damit für die von Arth. Meyer[1]) ausgesprochene Ansicht, „dass es nur das Stroma ist, welches die Stärke erzeugt", während die Grana als Apparate der Assimilation anzusehen seien.

Zum Schlusse ist es mir ein Bedürfniss, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Pfeffer, für die freundliche Leitung und Beaufsichtigung meiner Studien meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Leipzig, Februar 1898.

Botanisches Institut.

1) Arthur Meyer, Untersuchungen über die Stärkekörner, 1895, p. 168.

Inhalt

des vorliegenden 3. Heftes, Band XXXII.

Untersuchungen über die Entwickelung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta.*

Von

S. Ikeno.

Mit Tafel VIII—X und 2 Autotypien.

Die Cycadeen wurden in systematischer Hinsicht von einer Anzahl von Botanikern untersucht, aber in Bezug sowohl auf die Entwickelung der Geschlechtsorgane als auch die Befruchtung wurden sie bisher so wenig studirt, dass unsere Kenntnisse darüber noch sehr lückenhaft sind. Durch die vorliegenden Untersuchungen, welche seit einigen Jahren im hiesigen Laboratorium begonnen sind, beabsichtige ich die hier vorhandene Lücke so gut wie möglich auszufüllen.

Meine Untersuchungen beschränken sich nur auf eine Species, *Cycas revoluta.* Dieselbe wird häufig in Tokio kultivirt, allein sie fructificirt niemals hier, so dass ich meine Untersuchungsobjecte auf weiten Excursionen sammeln musste. Ich bin deshalb einigemal nach dem südlichen Theil von Japan gereist, wo sie reichlich fructificirt und wo ich die Samenanlagen ein- bis zweimal pro Tag gesammelt habe. Ausserdem haben die Herren T. Ito und D. Kumamoto die seltene Güte gehabt, mir eine grosse Menge durch Reagentien fixirter Materialien zu senden, und es ist deshalb meine angenehme Pflicht, meinen herzlichsten Dank ihnen auszusprechen. Auch den folgenden Herren bin ich sehr zu Dank verpflichtet: dem Herrn S. Hirase, welcher gütigst viele Figuren in meinen Tafeln gezeichnet hatte, und dem Herrn K. Ohasi für seine photographische Aufnahme meiner Präparate. Ebenso danke ich meiner Frau für ihre Hilfe bei der Herstellung der Tafeln.

Untersuchungsmethoden.

Meine Beobachtungen wurden hauptsächlich an den fixirten Materialien gemacht. Zur Fixirung bediente ich mich Flemming's Chromosmiumessigsäure, Merkel's Platinchloridchromsäure, Keiser's Sublimat-Eisessig, und absoluten Alkohol, von welchen das erste Reagenz die besten Resultate geliefert hat. Von jeder Samenanlage habe ich sowohl die Archegonien mit ein wenig des umgebenden Endospermgewebes als auch den die Pollenschläuche enthaltenden Nucellustheil herausgeschnitten und sofort fixirt. Die durch Flemming's Lösung behandelten und wenigstens einige Tage darin gelassenen Materialien wurden mit fliessendem Wasser 2—3 Tage lang ausgewaschen, und nach je 24stündigem Liegen in 10-, 30-, 50-, 70-, und 90proc. Alkohol in absoluten gebracht. Dann wurden sie nach der bekannten Methode in Paraffin eingebettet und mittelst Mikrotom in 5—15 μ dicke Schnitte zerlegt. Die nach der sog. japanischen Methode auf den Objectträgern aufgeklebten Schnitte wurden mit Wasserstoffsuperoxyd behandelt, um die von der Osmiumsäure herstammende Schwärzung möglichst zu entfernen, dann mit Wasser gewaschen und gefärbt. Bei der Färbung habe ich eine grosse Anzahl der von verschiedenen Histologen empfohlenen Tinctionsmethoden verglichen. Gewöhnlich wurde Rosen's Doppelfärbungsmethode mit Säurefuchsin und Methylenblau (48, p. 452) in etwas modificirter Weise adoptirt; auch die Färbung mit Delafield's Hämatoxylin, entweder einzeln benutzt oder mit der Nachfärbung durch Bismarckbraun combinirt, gab mir ziemlich gute Resultate. Auch bediente ich mich sehr häufig der Eisenammonhämatoxylinmethode Heidenhain's. Die gefärbten Schnitte wurden mit Alkohol entwässert, dann mit Xylol aufgehellt, und schliesslich in Canadabalsam eingeschlossen.

I. Entwickelung der weiblichen Organe.

Die hauptsächlichsten früheren einschlägigen Untersuchungen sind die folgenden:

1877 publicirte Warming (66) seine Untersuchungen über die Entwickelung des Embryosackes und das Wachsthum der Archegonien bei einigen Cycadeen.

1879 (67) machte er einige Nachträge zu der obigen Arbeit, betreffend das Ovulum und die Archegonien.

1882 (64) schilderte **Treub** die Entwickelung der Samenanlagen und des Embryosackes bei *Ceratozamia longifolia* sehr eingehend. Seine Untersuchungen schliessen mit der Fertigstellung des Embryosackes.

1884 (65) veröffentlichte er eine zweite Mittheilung über die Cycadeen, welche hauptsächlich die Keimentwickelung von *Cycas circinalis* betrifft, und einige Andeutungen über das Wachsthum der Archegonien giebt.

1895 (28) bewies ich, im Gegensatze zur Ansicht **Warming's** und **Treub's**, das Vorkommen einer Kanalzelle bei *Cycas revoluta*.

Der jüngste Zustand der Endospermbildung, welchen ich beobachtete, ist derjenige, bei dem eine Anzahl Zellkerne im Wandbeleg des Embryosackes zu einer einfachen Schicht angeordnet sind. Die Thatsache, dass diese Zellkerne aus der Theilung eines primären Embryosackkernes successiv hervorgegangen seien, verlangt keinen besonderen Beweis. Auch dass bei diesen successiven Theilungen alle freien Zellkerne des Embryosackes zur gleichen Zeit sich zu theilen beginnen und daher sämmtliche Zellkerne in einem Embryosack zur gleichen Zeit immer das gleiche karyokinetische Bild zeigen werden, dürfte, nach der Analogie mit **Jaccard's** Befunde bei *Ephedra helvetica* (27, p. 15), kaum zu bezweifeln sein.

Alle folgenden Stadien der Endospermbildung bis zur Ausfüllung des Embryosackes stimmen im Ganzen mit dem, was Mlle. **Sokolowa** bei einigen Gymnospermen verfolgt hat, überein (51), so dass ich auf eine detaillirte Beschreibung meiner diesbezüglichen Resultate verzichten kann. In der That kann ich auch bei *Cycas revoluta* die von der Verfasserin entdeckte merkwürdige Thatsache bestätigen, dass die Endospermzellen, welche in die Höhlung des Embryosackes hineinwachsen, an ihrer Innenseite vollständig unbehäutet sind. Desgleichen die Thatsache, dass der Kern, so lange die Zelle wächst, stets in nächster Nähe des der Mitte des Embryosackes zugekehrten Endes, also da, wo Zellwandbildung vor sich geht, sich befindet, was demnach **Haberlandt's** bekannte Ansicht (18) über die Lage und Function des Zellkernes bestätigt. Hinzuzufügen ist nur, dass bei der Endospermbildung von *Cycas revoluta* die in das Innere des Embryosackes hineinwachsenden primären Endospermzellen schon bevor sie in der Mitte des Sackes zusammengetroffen sind, sich zu theilen beginnen und dass der Bildungsmodus daher dem von *Cephalotaxus Fortunei* ähnelt.

Bei der Entwickelung des Archegoniums, welche mit dessen Anlegung beginnt und mit dessen Vorbereitung zur Befruchtung schliesst, möchte ich, wie bei der des thierischen Eies (21, 46), drei Perioden unterscheiden, welche respectiv Keim-, Wachsthums- und Reifungs-Periode genannt werden mögen. Diese drei Perioden lassen sich folgendermassen charakterisiren:

Die erste oder Keimperiode umfasst denjenigen Zeitraum, während dessen unter den Zellen, welche anfänglich gar nicht von einander unterscheidbar sein, einzelne sich zu den Archegoniumanlagen umbilden;

die zweite oder Wachsthumsperiode denjenigen, während dessen die Archegonien allmählich an Grösse und Masse zunehmen; und

die dritte oder Reifungsperiode, in der die Archegonien einem wichtigen Vorgang unterworfen werden, um dadurch sich zur Befruchtung vorzubereiten, nämlich der Kanalzellbildung.

Die erste und die dritte Periode dauern nur kurz, die letztere umfasst sogar nur einen Moment, während die zweite über drei Monate andauert.

Die Keimperiode tritt ein, wenn der Embryosack völlig mit dem Endosperm ausgefüllt wird. Dann beobachtet man, dass die Zellen, welche die äusserste Zellenschicht des Endosperms zusammensetzen, sich von den übrigen sowohl durch ihre Gestalt und Grösse als auch durch ihren Inhalt und ihre Anordnungsweise unterscheiden (Fig. 1, Taf. VIII). Diese Zellen sind um das Mehrfache kleiner als die inneren Zellen, sind von feinen netzförmig gespannten Cytoplasmafäden durchsetzt, und sind sehr regelmässig nebeneinander angeordnet, während die inneren Zellen nicht nur plasmaarm, sondern auch sehr unregelmässig angeordnet sind. Einige dieser Oberflächenzellen am Scheitel des Embryosackes wachsen nun in Länge und Breite und zeichnen sich von ihren Nachbarinnen dadurch aus *(ara)*. Sie stellen die Archegoniumanlagen dar, welche dann sich zu jungen Archegonien umbilden ganz in derselben Weise wie bei den Coniferen (52), indem jede derselben durch eine perikline Wand in eine äussere kleinere und in eine innere grössere Zelle sich theilt (Fig. 2, Taf. VIII) und die äussere ferner durch eine antikline Wand in zwei nebeneinander liegende Halszellen zerfällt. Nach Warming's Untersuchungen über *Ceratozamia* (66, p. 3) scheint es, dass der Zellkern, welcher sich zuerst an der Spitze

der Centralzelle befindet, späterhin nach der Mitte derselben allmählich sich abwärts bewegt, während, nach Treub's Untersuchungen über *Cycas circinalis* (65, p. 3), der Zellkern stets an der Spitze der Centralzelle verbleibt. Bezüglich *Cycas revoluta* kann ich Treub's Beobachtung ganz bestätigen, insofern als ich den Zellkern der Centralzelle immer an ihrer Spitze bis zur Befruchtungszeit gefunden habe.

Die Zahl der Archegonien bei einer Samenanlage beträgt, nach Treub (65, p. 2), bei *Cycas circinalis* 3 bis 6, selten 8. Bei *Cycas revoluta* ist diese Zahl kleiner, indem hier sie gewöhnlich zwischen 2 und 6 variirt und eine so grosse Zahl wie 8 nie gefunden wird. Von 936 Samenanlagen besassen 438 drei Archegonien, 359 zwei, 123 vier, 8 ein, 1 fünf, 1 sechs, und 6 abnormalerweise keine.

Die Keimperiode beginnt kurz nach der Bestäubung, welche Anfang Juli erfolgt, und ist im Laufe einiger Tage abgeschlossen.

Die zweite oder Wachsthumsperiode, die längste der drei Perioden, tritt nach der ersten sofort ein und setzt sich bis zur Zeit der Kanalzellbildung fort, welche Ende September stattfindet.

Der Wachsthumsmodus des Archegoniums bei den Cycadeen wurde von Warming (66) und Treub (63) im Allgemeinen verfolgt. Zunächst vergrössert das Archegonium allmählich sein Volumen bedeutend und da das Cytoplasma langsamer zunimmt, enthält das Archegonium einen dichten Wandbeleg, aber viele Vacuolen in der Mitte. Dann beginnt das Cytoplasma mehr und mehr zuzunehmen, so dass das am Anfang dieser Periode kleine mit schaumigem Cytoplasma versehene Archegonium (Fig. 3, Taf. VIII) am Ende derselben zu einem bedeutend grösseren, nicht selten 4 mm langen und 1 mm breiten, mit sehr dichtem Inhalt erfüllten auswächst.

Woher stammt das Material für das Wachsthum der Centralzelle des Archegoniums? Dies ist eine Frage, welche von Warming und Treub nicht berücksichtigt wurde und welche ich im Folgenden gelöst zu haben glaube. Um diese Frage richtig beantworten zu können, müssen wir zunächst unsere Aufmerksamkeit den Veränderungen zuwenden, welche die Centralzell- resp. die Wandungszellkerne während der Wachsthumsperiode erfahren.

Die Wandungszellen eines Archegoniums, welche zu einer einfachen Schicht um die Centralzelle angeordnet und durch eine sehr dicke Cellulosemembran von derselben getrennt sind, zeichnen sich durch den Besitz eines dichten Cytoplasmas und eines grossen Zellkernes aus (Fig. 7*a*, Taf. VIII). Ehe das Archegonium seine volle Entwickelung erreicht hat, besitzen diese Zellkerne feinfädiges Kerngerüst; allein nach einiger Zeit wird der ganze Kern plötzlich in einen vollständig homogenen, sich stark und diffus färbenden Körper verwandelt, wobei keine Kernstructur, den Nucleolus ausgenommen, mehr zu unterscheiden ist (Fig. 7*a*, *b*). Es ist klar, dass zu dieser Zeit eine Menge halbflüssiger Stoffe in den Zellkernen entsteht, sie dicht erfüllt, und so zu ihrer Condensirung führt. Auch findet dann wahrscheinlich ein Process der Auflösung der ursprünglich structurirten Kernsubstanzen statt, so dass die Kernstructur nicht mehr erkennbar ist[1]). Bei durch Flemming's Lösung fixirten und durch Säurefuchsin und Methylenblau successiv behandelten Präparaten färbt sich dieser condensirte Zellkern roth, während der Nucleolus sich blau färbt. Diese bemerkenswerthe Erscheinung beschränkt sich nicht nur auf die Wandungszellkerne, sondern erstreckt sich auch auf viele Endospermzellkerne. Es ist zu bemerken, dass die condensirten Kerne sich nur in denjenigen Wandungs- resp. Endospermzellen befinden, welche um den oberen kleinen Theil der Centralzelle angeordnet sind; die Ursache dafür soll weiter unten erörtert werden.

Dieser Stoff, wenigstens der in den Wandungszellkernen befindliche, bildet offenbar das Material für die allmähliche Erfüllung der Centralzelle mit Cytoplasma. Seit Goroschankin's Untersuchungen (14) ist bekannt, dass bei den Cycadeen die Protoplasten der Centralzelle und der Wandungszellen durch feine Plasmafäden in offener Communication stehen. Es ist leicht zu erkennen, dass der den Zellkernraum der Wandungszellen erfüllende Stoff, welcher im natürlichen Zustand wahrscheinlich ein halbflüssiger Körper ist, von dort ausfliesst und nach der Centralzelle auf diesen intercellularen Brücken wandert. In der That konnte ich recht gut verschiedene Stadien des Transports dieses Stoffes (im fixirten Zustand als Granulationen erscheinend) nach der Centralzelle finden, indem diese Granulationen bald ausserhalb des Kernes (Fig. 5, Taf. VIII

1) Die Lösung der Kernsubstanzen und das Entstehen der condensirten Zellkerne finden ihr Analogon auch bei den thierischen Zellen (20).

obere Zelle), bald in den Plasmafäden selbst (Fig. 6, Taf. VIII), bald in der Centralzelle, gerade vor der Plasmabrücke (Fig. 7*b*, Taf. VIII) liegen u. s. w. Hinzuzufügen ist noch, dass man an der Peripherie der Centralzelle stets eine massenhafte Ansammlung dieser Granulationen vorfindet, welche sich dort, offenbar aus sämmtlichen umgebenden Wandungszellen kommend, angesammelt haben (Fig. 7*a*, *b*, Taf. VIII).

Bemerkenswerth ist es ferner, dass der Zellkern der Wandungszelle häufig sich der Centralzelle nähert und dort einen nach dem nächsten Plasmafaden gerichteten kurzen Schnabel bildet (Fig. 6). In einem andern Fall beobachtete ich, dass der Zellkern der Wandungszelle sich bis an die Cellulosemembran begiebt, welche an die Centralzelle angrenzt und mit dem ganzen Körper an diese sich anlegt (Fig. 7*a*, *b*). Offenbar sollen alle diese Vorgänge den Uebergang des in diesen Zellkernen enthaltenen Stoffes nach der Centralzelle erleichtern.

Dieses Verhalten der Wandungszellen während des Wachsthums der Centralzelle des Archegoniums ist um so mehr interessant, als dies mit dem der Follikelzellen beim Wachsthum vieler thierischen Eier ganz übereinstimmt. Es wurde durch viele Zoologen festgestellt, dass das Nährmaterial aus den Follikelzellen (den Wandungszellen) nach dem Ei im gelösten Zustand übergeht. Auch haben Retzius (47) und Paladino (42) das Vorkommen von Intercellularbrücken zwischen den Follikelzellen und dem Ei sehr wahrscheinlich gemacht; der letztere Forscher ist sogar zu dem Schluss gekommen, dass die Intercellularbrücke, aller Wahrscheinlichkeit nach, dem Ei das Nährmaterial zuführt, welches in den Follikelzellen bereitet wird.

Der Zellkern der Centralzelle selbst, welcher während der ganzen Keimperiode sehr klein ist (Fig. 2, Taf. VIII), wächst allmählich während der zweiten Periode aus und erlangt eine relativ enorme Grösse, welche z. B. 75 — 120 μ im Durchmesser betragen kann. Im Anfang der Wachsthumsperiode ist er elliptisch oder rundlich, besitzt sehr feinkörniges Kerngerüst, und wird von einer sehr deutlichen Kernmembran begrenzt (Fig. 3, Taf. VIII). Er enthält während der ganzen Periode ein, seltener zwei, sehr vacuolenreiche Nucleolen. Im Laufe der Periode beginnt er, ähnlich den oben erwähnten Wandungszellkernen, plötzlich sich zu condensiren, was die ganze Kernstructur bis auf den Nucleolus unsichtbar macht (Fig. 4, Taf. VIII). Der Zellkern wird

sehr unregelmässig an Gestalt und die Kernmembran sehr undeutlich, so dass der Kern das Aussehen bietet, als ob er ganz aus einem amorphen Stoffe bestände; er bleibt in diesem Zustand bis zum Schluss der Wachsthumsperiode. Es ist leicht zu erkennen, dass diese Substanz mit der in den Wandungszellkernen enthaltenen identisch ist. Schon bevor die Kernmembran undeutlich geworden ist, findet man in der Nähe des Zellkernes einige mehr oder weniger grosse, unregelmässige Substanzklumpen (Fig. 3). Im Anfang sind diese Klumpen nur in kleiner Menge vorhanden, allein allmählich nehmen sie an Zahl zu, bis zum Schluss der Periode (Fig. 4). Die Reactionen gegen verschiedene Farbstoffe, sowohl dieser Klumpen als auch jenes im Zellkern ausgeschiedenen Stoffes, sind ganz die nämlichen wie bei den Wandungszellkernen. Im lebenden Zustand ist dieser Körper zweifelsohne halbflüssig; er fliesst fortwährend aus dem Zellkerne nach dem Centralzellplasma und trägt mit dem aus den Wandungszellkernen stammenden Stoffe zum allmählichen Wachsthum der Centralzelle bei. Die oben erwähnten Substanzklumpen sind auch weiter nichts als diese halbflüssige Substanz im coagulirten Zustand.

Diese Nahrungsstoffe, sowohl in den Wandungszellen als auch in der Centralzelle, sind ohne Zweifel als ein Proteïnstoff zu betrachten. Dafür spricht nicht nur seine Coagulirbarkeit durch Osmiumsäure oder Sublimat, sondern auch seine Uebereinstimmung mit den Proteïnkrystalloiden bezüglich seiner erythrophilen Reaction gegen verschiedene Farbstoffe. Ich arbeitete mit durch Sublimat-Eisessig, Merkel's Flüssigkeit und Flemming's Lösung fixirten Materialien, bediente mich unter Anderem verschiedener, von Zimmermann (74) benutzten Tinctionsmethoden; ich überzeugte mich denn, dass dieser Stoff, sowohl ausserhalb des Kernes als innerhalb desselben, sich immer erythrophil verhält.

Warming (66, p. 3; 67, p. 11) beobachtete bei der Centralzelle von *Ceratozamia longifolia* die Bildung vieler spindelförmiger Körper, sie haben, nach ihm, dieselbe chemische Zusammensetzung wie das Cytoplasma, befinden sich besonders massenhaft in der Peripherie der Centralzelle und sind als eine Art von Krystalloiden oder Aleuronkörnern zu betrachten. Obwohl er daraus keine physiologischen Schlüsse zog, so erinnern diese Körperchen doch sehr an die Granulationen bei *Cycas revoluta*.

Vor einigen Jahren beobachtete Hirase ein ähnliches Verhalten bei den Archegonien von *Ginkgo biloba* (23, p. 11). Nach

seinen Untersuchungen färben sich die Granulationen mit verschiedenen Farbstoffen immer in derselben Weise wie die Nucleolen. „Ces grosses granulations se comportent à l'égard des divers réactifs colorants de la même façon que les nucléoles; par exemple, dans les préparations portées pendant à peu près une heure dans la solution aqueuse du vert de méthylène, lavées avec de l'alcool absolu, puis traitées avec de l'essence de girofle, et enfin montées au baume, on voit les granulations et les nucléoles se colorer en bleu . . . En outre, on rencontrera dans les cellules formant la paroi de l'archégone mûre une ou rarement deux granulations situées en dehors de chaque noyau . . . Traitées avec de la fuchsine acide à 0,2 p. 100, elles se colorent en rouge de même que les nucléoles." Bei *Cycas revoluta* ist aber das Verhalten in dieser Hinsicht etwas verschieden. Wie oben erörtert, sind hier diese Granulationen stets erythrophil und färben sich nicht blau durch Methylenblau, wie es bei *Ginkgo* der Fall ist. Freilich färben sich die Granulationen wie die Nucleolen häufig gleicherweise bei Behandlung mit manchen Farbstoffen, aber nicht immer. Die beste Unterscheidungsmethode besteht darin, dass man die aus mit Flemming's Lösung fixirten Materialien hergestellten Schnitte mit 0,2 % Säurefuchsin färbt (2 Stunden), mit Wasser auswäscht, dann mit 0,2 % Methylenblau färbt (wenigstens 1½ Stunde), mit Alkohol auswäscht, mit Nelkenöl behandelt (1 Stunde), mit Xylol aufhellt und in Canadabalsam einschliesst, indem dann die Granulationen sich roth und die Nucleolen blau färben. Bei *Cycas* findet ausserdem die von Hirase beobachtete merkwürdige Thatsache nie statt, dass „les noyaux dans les cellules de la paroi de l'archégone sont pourvus chacun des deux nucléoles avant ce temps limité, mais après d'un seul" (l. c., p. 12). Hier ist demnach die Identität dieser beiden Gebilde, Granulationen und Nucleolen, nicht nachzuweisen.

Jaccard (27), in seinen Studien über *Ephedra helvetica*, sagt (pag. 20): „L'enveloppe corpusculaire (= Wandungszellen) joue certainement un rôle dans la nutrition et l'accroissement de l'archégone". Weiter (p. 29): „En même temps l'enveloppe corpusculaire commence à se désorganiser et le protoplasma de ses cellules vient former au sommet de l'archégone une sorte de calotte . . . . À partir de ce stade, les archégones se remplissent de protoplasma et de nombreux noyaux très colorables, ressemblant parfois si complètement aux noyaux sexuels qu'il devient impossible de les en distinguer . . . . C'est encore au contenu des cellules de

l'enveloppe que j'attribue les condensations protoplasmiques globuleuses dans le genre de celle que représente la figure 32, pl. VII ...." Diese „condensations protoplasmiques" entsprechen offenbar unseren Granulationen bei der Centralzelle. Die Thatsache, dass der Inhalt der Wandungszellen das Material für die Ernährung der Centralzelle liefert, gilt somit auch bei *Cycas* wie bei *Ephedra*, selbst wenn der Ernährungsmodus bei diesen zwei Gattungen nicht ganz miteinander übereinstimmt.

Eine naheliegende Frage ist: „Warum befindet sich dieser Stoff innerhalb des Zellkernes?" Die beobachteten Thatsachen führen uns ungezwungen zu der Erkenntniss, dass der Zellkern das Vermögen, die von aussen her aufgenommenen Rohmaterialien zu der der Ernährung tauglichen Form zu verarbeiten, besitzt, was auch schon von verschiedenen Forschern constatirt worden ist (vergl. z. B. 73, p. 247). Man darf hiernach wohl schliessen, dass der Zellkern eine Werkstatt der Nährstoffe für das Wachsthum der Centralzelle ist, was eine Bestätigung der von Strasburger (56, p. 371; 58, p. 241) und Schmitz (50) geäusserten Ansicht über die Beziehung des Zellkernes zur Bildung der Eiweissstoffe bildet.

Die schon oben angedeutete Thatsache, dass bei den Archegonien die condensirten Zellkerne nur bei dem oberen kleinen Theil der die Centralzelle umgebenden Wandungszellen gefunden werden, ist wahrscheinlich im folgenden Sinne aufzuklären. Der obere Theil der Centralzelle, welcher ein so wichtiges Organ wie den Zellkern enthält, hat natürlich ein grösseres Bedürfniss für Nährstoffe als die übrigen Theile. Dementsprechend muss die Verarbeitung dieses Stoffes lebhafter bei den oberen Wandungszellkernen wie bei den unteren sein, so dass trotz ihrer stetigen Zuführung nach der Centralzelle die Zellkerne der oberen Zellen immer eine grosse Menge davon fertig enthalten. Man könnte vielleicht glauben, dass bei den unteren Wandungszellen, deren Zellkerne anscheinend von jenem Stoffe frei sind, jener Bildungsvorgang nicht stattfinde. Dass dieses aber keineswegs der Fall ist, ist leicht zu erkennen, denn der Uebergang von Granulationen durch die Intercellularbrücke ist auch bei den unteren wirklich zu beobachten (Fig. 5, 6, Taf. VIII).

Die dritte oder Reifungsperiode beginnt Ende September und endet fast momentan. Während dieser Periode erfolgt die Kanalzellbildung, welche sowohl bei den Archegoniaten als bei den Ginkgoaceen (23), Coniferen und Gnetaceen stattfindet und welche an die Richtungskörperbildung der thierischen Eier erinnert. Durch diesen Process wird eine Centralzelle zu einer befruchtungsfähigen Eizelle.

Strasburger scheint zuerst eine Kanalzelle bei *Cycas sphaerica* beobachtet zu haben (53, p. 295).

Warming (66) beschreibt eine Kanalzelle bei *Ceratozamia robusta*, aber späterhin (67) stellt er selbst das Vorkommen in Abrede, insofern als seine erste Andeutung theilweise auf der Verwechselung mit dem Zellkerne der Centralzelle beruhen sollte.

Treub bestätigt Warming's Angabe, indem er über *Cycas circinalis* sagt (65): „Sur ce point (Abwesenheit der Kanalzelle) il ne me reste pas les moindres doutes pour ce qui concerne le *Cycas circinalis;* il n'y a jamais de cellule de canal".

Seit Warming's und Treub's Untersuchungen wurde die Ansicht allgemein verbreitet, dass eine Kanalzelle bei den Archegonien sämmtlicher Cycadeen fehle.

Aber 1896 (28) beobachtete ich die Bildung einer Kanalzelle bei *Cycas revoluta* und zog den allgemeinen Schluss: „Die zur Zeit herrschende Ansicht, dass die Kanalzellbildung bei den Cycadeen im Allgemeinen fehle, ist nicht mehr haltbar und der Vorgang ist als eine allen Cycadeen gemeinsame Erscheinung zu betrachten" [1]).

Die Kanalzellbildung erfolgt unmittelbar vor der Befruchtung. In dieser Zeit nähert sich der Zellkern der Centralzelle den Halszellen, welche sich nun über das Endospermgewebe erheben, nimmt eine regelmässig rundliche Gestalt an und weist eine deutliche Kernmembran auf. Zugleich wird in der homogenen Grundsubstanz des Kernes eine Anzahl der Chromosomen sichtbar, von denen jedes aus einem Körnchenaggregat besteht (Fig. 8). Einige Stadien der Karyokinese bei diesem Vorgang sind in den Fig. 8, 9, 10, Taf. VIII dargestellt, und wenn ich sie auch nicht ganz vollständig verfolgt habe, so macht jedoch das Studium dieser Stadien es sehr wahrscheinlich, dass diese Kerntheilung zum heterotypischen Typus gehört und wesentlich ebenso wie bei der ersten Kerntheilung

---

1) Neuerdings bestätigt Webber bei *Zamia integrifolia* meine Angabe über die Kanalzellbildung bei *Cycas revoluta* (70).

der Pollenmutterzellen der Liliaceen verläuft (38, 49). Die Metakinese scheint das am längsten andauernde Stadium zu sein, indem die Kanalzellbildung zumeist in diesem Stadium angetroffen wurde. Die Chromosomen sind dann ziemlich fein; die Spindelfasern treffen nicht an zwei entgegengesetzten Punkten zusammen und die Centrosomen sind nicht sichtbar (Fig. 10, Taf. VIII). Bald nach der Kerntheilung beginnt der untere Zellkern sich abwärts zu bewegen (Fig. 11 *ek*, Taf. VIII), während der obere (*ck*) in dem früheren Orte bleibt (*ck*). Unterdessen sind mit dem oberen kleinen Theil der Centralzelle, welcher den letzteren Kern enthält, Veränderungen vor sich gegangen, insofern als das Cytoplasma und der Zellkern dieses Theiles aufgelockert werden und deutliche Zeichen der Desorganisation erkennen lassen. Dieser Theil repräsentirt die Kanalzelle, welche bald sich vollständig von der Eizelle lostrennt und lange Zeit als eine Art Kappe unter den Halszellen erkennbar ist. (Fig. 12 *cz*, Taf. VIII).

Der von Warming in seiner Fig. 19, Taf. II (66) mit dem Buchstaben *K* angedeutete Körper, welchen er zuerst für eine Kanalzelle erklärte, aber später in Abrede stellte, scheint mir, der Abbildung nach zu urtheilen, wirklich eine desorganisirte Kanalzelle zu sein.

II. Keimung des Pollens und Wachsthum des Pollenschlauches.

Die Entwickelung des Pollensackes wurde zuerst von Warming (66), dann von Treub (64), und neuerdings von Lang (37) studirt. Die Bildung der Pollenkörner aus den Pollenmutterzellen wurde von Treub (64), Jurányi (32, 33, 34, 35) und Guignard (15) erforscht, und zwar wurden die Kerntheilungsvorgänge hierbei sehr eingehend von diesen beiden letzteren Forschern beschrieben.

Bezüglich des Wachsthums der Pollenschläuche der Cycadeen wissen wir so gut wie nichts. Die Keimung des Pollens wurde nur durch zwei Forscher studirt, nämlich Jurányi (32, 36) und Strasburger (55, p. 13; 59, p. 2). Sie verfolgten nicht das Verhalten der Pollenschläuche auf dem Nucellus und es dienten ihnen als Beobachtungsobjecte nur Pollenschläuche einiger Cycadeen, welche durch künstliche Kultur in Zuckerwasser oder auf saftigen Birnenstückchen gebildet wurden. Es war ihnen daher unmöglich, das Verhalten der Pollenschläuche während der ganzen Zeit ihrer

Existenz zu verfolgen; nur das Verhalten während einiger Tage nach der Keimung kam zur Beobachtung.

Neuerdings habe ich in einer kurzen Notiz das Verhalten des Pollenschlauches von *Cycas revoluta* erörtert (31). Gleichzeitig veröffentlichte Webber einige Mittheilungen über den ausgewachsenen Pollenschlauch von *Zamia integrifolia* (68).

Eine gereifte Pollenzelle von *Cycas revoluta* (Fig. 13, Taf. VIII) besteht aus drei Zellen, nämlich einer grösseren, der Embryonalzelle *(ez)* und zwei kleineren, den Prothalliumzellen *(p_1, p_2)*. Eine kleine Partie der Exine, welche an die Embryonalzelle grenzt, ist erheblich weicher als andererorts; zur Zeit der Keimung zerbricht die Exine an dieser Stelle, um dem wachsenden Schlauch Platz zu machen. Der Embryonalzellkern ist kugelig, besitzt lockeres Kerngerüst und ist mit Nucleolen versehen. Die zwei Prothalliumzellen sind flach und dementsprechend sind ihre Zellkerne flach und länglich; sie sind ebenfalls mit lockerem Kerngerüst und Nucleolen versehen.

Um die Keimung und das weitere Wachsthum der Pollenkörner zu untersuchen, wird wohl die Methode der Kultur derselben auf fremdem Substrat keine guten Resultate geben, indem, nach Strasburger, bei solchen Kulturen die Pollenschläuche nach kurzer Zeit stets zu leiden beginnen und sterben (59), während im natürlichen Zustand, auf dem Nucellus, eine ziemlich lange Zeit (über drei Monate!) zwischen der Keimung und der Befruchtung liegt. Daher verzichtete ich auf die Kultur der Pollenkörner; dagegen habe ich während der Monate Juli, August, September und October eine Anzahl der die Pollenschläuche enthaltenden Nucellus täglich gesammelt und sofort fixirt. Auf diesen Materialien beruhen alle meine unten beschriebenen Beobachtungen. Für die Untersuchung der Pollenschläuche, wurden sie entweder aus dem Nucellus herauspräparirt, oder es wurde der Nucellus sammt den Pollenschläuchen mittelst des Mikrotoms geschnitten.

Die Resultate meiner Beobachtungen stimmen im Grossen und Ganzen mit dem, was Hirase neuerdings über die Pollenschläuche von *Ginkgo biloba* mitgetheilt hat, überein (24, 25).

Die Bestäubung vollzieht sich Anfang Juli. Alsbald producirt das in der sog. Pollenkammer befindliche Pollenkorn einen Schlauch,

welcher, wie oben erwähnt, durch den weicheren Theil der Exine hervorbricht. Der Embryonalzellkern geht nach dem wachsenden Ende desselben, während die Prothalliumzellen am früheren Orte bleiben. Das wachsende Ende des Schlauches dringt in das Nucellargewebe hinein, verzweigt sich dann dort und befestigt darin den ganzen Körper des Schlauches. Dieser Zustand ist in der Fig. 14 *a*, Taf. VIII zu sehen, welche ein Stadium am Ende Juli darstellt. Wie aus der Figur zu ersehen ist, kommt nur ein kleiner Theil eines Schlauches in der Höhle der Pollenkammer zum Vorschein, während der grösste Theil desselben in dem Nucellargewebe verborgen ist. Die Thatsache, dass es das wachsende Ende ist, nicht aber das entgegengesetzte, welches wie eine Wurzel functionirt, ist leicht zu erkennen, weil das in der Pollenkammer befindliche Ende mit den Prothalliumzellen noch mit einem Exinestückchen *(sp)* versehen ist.

Bald nach der Keimung vergrössern sich die beiden Prothalliumzellen, insbesondere die innere (Fig. 14 *a*, *b*, p_2, Taf. VIII), welche kugelförmig wird und ziemlich locker structurirtes, mit einem grossen, rundlichen Zellkern versehenes Cytoplasma aufweist. Während die letztere Zelle etwas ausgewachsen ist und noch kugelig bleibt, theilt sich ihr Zellkern zu je zwei Tochterkernen von gleicher Grösse (Fig. 15, Taf. VIII), wobei die karyokinetische Spindel, wenn man die relative Lage der Tochterkerne in Betracht zieht, zu der Längsachse des Pollenschlauches senkrecht sein muss. Eine Scheidewand zwischen diesen Tochterkernen wird niemals gebildet. Einer von ihnen nur wächst schnell aus und nimmt den grösseren Raumtheil der Mutterzelle ein, so dass der andere (*st* in Fig. 16 etc.) alsbald im nackten Zustand aus ihr verdrängt wird (Fig. 16 und den folg., Taf. VIII). Bei den Coniferen[1]) theilt sich auch der Zellkern der generativen Zelle zu zwei Kernen, allein die Kernspindel steht bekanntlich parallel zu der Längsachse des Pollenschlauches und stets wird eine Scheidewand zwischen je zwei Tochterkernen gebildet. Trotz diesen Unterschieden zwischen den Cycadeen und Coniferen verhält sich der Zellkern der generativen Zelle, wie man sieht, wesentlich gleich und deshalb ist es wohl kaum zweifelhaft, dass der schnell wachsende Kern dem Körperzellkerne bei den Coniferen und der andere, welcher im nackten Zustand verdrängt wird, dem Stielzellkerne derselben entspricht und dass

1) In Engler's (11) Sinne.

daher die Mutterzelle, nach Verdrängung eines Tochterkernes, als Körperzelle zu bezeichnen ist (Fig. 16 *kz*, Taf. VIII).

Bald nachher kommen, dicht neben dem Zellkerne, zwei kleine Körperchen in der Körperzelle zum Vorschein, welche als Centrosphären zu deuten sind[1]). Jedes dieser Körperchen besteht aus einem Centrosom, dessen heller Hof nicht zu sehen ist; es ist cyanophil. Zuerst liegen beide Centrosomen dicht an der äusseren Peripherie des Zellkernes (Fig. 17 *c*, Taf. VIII), aber bald rücken sie ein wenig von derselben zurück und dann befinden sie sich in der zur Längsachse des Pollenschlauches senkrechten Richtung (Fig. 18 *c*, Taf. VIII). Die Strahlensonne ist noch nicht entwickelt. Mit dem weiteren Wachsthum des Schlauches wachsen dann sowohl die äussere Prothalliumzelle als auch die Körperzelle mehr und mehr aus. Dem Umriss nach, nehmen nun die Körperzelle und ihr Kern die Gestalt einer Ellipse an, deren längere Achse mit der Längsachse des Schlauches zusammenfällt. Der Stielzellkern, welcher vorher aus der Körperzelle verdrängt worden ist und nach der äusseren Prothalliumzelle zuwanderte (Fig. 16, 17, 18 *st*, Taf. VIII), befindet sich jetzt innerhalb derselben neben ihrem Zellkerne (Fig. 19 *a*, *st*, Taf. VIII.)

Währenddessen nehmen auch die beiden Centrosomen an Umfang zu, entfernen sich immer weiter vom Zellkerne und wenn die Körperzelle und ihr Kern einen elliptischen Umriss angenommen haben, finden wir diese Centrosomen in der Richtung des längeren Durchmessers der Ellipse, d. h. in der zur Längsachse des Pollenschlauches parallelen Richtung (Fig. 19 *a*, Taf. VIII). Ob diese Lageveränderung der Centrosomen durch ihre eigene Bewegung um den Zellkern oder durch die Umdrehung der ganzen Körperzelle um 90° passiv hervorgebracht wird, mag dahingestellt bleiben. Unter schwacher Vergrösserung beobachten wir hierbei um jedes Centrosom eine dichte Ansammlung des Cytoplasmas von besonderer Beschaffenheit. Unter stärkerer Vergrösserung können wir beobachten, dass dieses Cytoplasma eine feine Netz- oder Wabenstructur aufweist; ebenso können wir sehr deutlich die Bildung der

---

1) Dass diese Körperchen die Centrosomen darstellen, habe ich schon an anderem Orte ausführlich geschildert (30), so dass ich hier auf die Wiederholung meiner diesbezüglichen Anschauungen verzichten kann. Die von Webber für denselben eingeführte Bezeichnung „Blepharoplast" (70) scheint mir unnöthig zu sein. Auch neuerdings deutete Guignard diese Körperchen als Centrosomen (17).



radialen Strahlen aus dem Maschenwerke dieses netzartig gebauten Cytoplasmas verfolgen, indem die cytoplasmatischen Waben sich so anordnen, dass ihre Wände strahlenförmig vom Centrosom auslaufen. (Fig. 19*b*, Taf. VIII).

In Bezug auf die schwerwiegende Frage nach der Herstammung der Centrosomen bin ich selbstredend nicht in der Lage etwas Entscheidendes auszusagen, allein nachfolgende Beobachtungen mögen hier Platz finden, da sie in der Frage manche Fingerzeige geben, die nicht ohne Werth sein dürften.

Kurz vor dem Erscheinen der Centrosomen kommen viele kleine cyanophile Körnchen (Fig. 16*ck*, Taf. VIII) innerhalb des Zellkernes der Körperzelle zum Vorschein. Ein oder einige Nucleolen sind im Kerne vorhanden und sind erythrophil (*e*), während die Centrosomen cyanophil sind. Die neugebildeten Centrosomen sind in Contact mit der äusseren Peripherie des Kernes (Fig. 17, Taf. VIII), geradezu als ob sie aus dem Innern des Kerns hervorgegangen wären. Nach dem Erscheinen der Centrosomen verschwinden stets die oben angedeuteten cyanophilen Körnchen gänzlich, ausgenommen eine Portion dieser Substanz, welche hiernach nur für sehr kurze Zeit an der inneren Peripherie des Zellkernes sich verbreitet [Fig. 17*r*, Taf. VIII][1]). Natürlich wird diese Beobachtung allein die genetische Verwandtschaft dieser beiden Gebilde — Centrosomen und cyanophile Körnchen — noch nicht endgiltig entscheiden können, allein sie macht es wahrscheinlich, dass diese Körnchen den Centrosomen als Bildungsmaterial dienen. Wir können hierüber uns die Vorstellung machen, dass das cyanophile Körnchen des Zellkernes im gelösten Zustand durch die Kernwandung nach aussen fliesst und dann am Rande des Zellkernes die Centrosomen bildet. Bei diesem Vorgang mag eine kleine Portion der Substanz übrig bleiben und ist dann nach dem Erscheinen der Centrosomen noch für kurze Zeit innerhalb des Kernes wahrzunehmen (Fig. 17*r*, Taf. VIII).

Nach dieser kleinen Abweichung vom ursprünglichen Thema kehren wir nun wieder zu demselben zurück. Mitte August findet eine zweite Lageänderung der Centrosomen statt, welche durch eine Drehung nach der entgegengesetzten Richtung hervorgebracht wird. Fig. 20 stellt diese beiden Centrosomen dar, welche sich schon fast halbwegs gedreht haben. Durch diese Bewegung gelangen

1) Das mit Flemming's Lösung fixirte und nach Heidenhain's Eisenhämatoxylin-Methode gefärbte Material zeigt diese Farbenreactionen.

beide Centrosomen wieder in eine zu der Längsachse des Schlauches senkrechte Richtung, worauf die Körperzelle und ihr Kern schon wieder kugelig werden. Die Strahlensonne ist dann schön entwickelt (Fig. 21, Taf. VIII).

Von da an bis zum Ende September, d. h. während fast anderthalb Monate, finden keine Gestaltsveränderungen der verschiedenen im Pollenschlauch enthaltenen Gebilde statt; nur nehmen sie während dieser Zeit allmählich an Grösse und Masse zu. In der That entspricht dieser Zeitraum der Wachsthumsperiode bei der Entwickelung der weiblichen Organe, welche wir schon im I. Abschnitt ausführlich geschildert haben.

Gegen Ende dieser Periode erreichen alle Gebilde nahezu ihre maximale Grösse (Fig. 22 *a*, Taf. IX; vergl. Fig. 21, welche unter gleicher Vergrösserung wie Fig. 22 *a* dargestellt ist). Die Körperzelle erlangt dann sehr dichtes Cytoplasma und beträgt ca. 0,14 mm im Durchmesser, während der Zellkern die in der That auffallende Grösse von 60 μ aufweist. Unterdessen sind auch die Centrosomen bedeutend gewachsen: sie betragen 10—15 μ im Durchmesser! [1]) Sie sind kugelig und cyanophil wie im jungen Stadium. Abgesehen von dem Vorhandensein einiger Vacuolen stellen sie nicht einen hohlen, sondern einen massiven Körper dar, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man einen nicht zu dünnen Schnitt durch leichten Druck auf das Deckglas zerquetscht. Der helle Hof ist in diesem Stadium wie im vorigen nicht sichtbar; die Strahlensonne ist stets sehr schön entwickelt und wir können dabei unter starker Vergrösserung beobachten, dass alle Strahlen schliesslich in das umgebende wabenförmig gebaute Cytoplasma eindringen, als ob ihre Enden in der Masse des letzteren aufgingen (Fig. 22 *b*, Taf. IX).

Mitte September beginnt der Embryonalzellkern nach der Körperzelle sich hinzubewegen (Fig. 22 *a*, Taf. IX) und Ende desselben Monats kommt er in Contact mit ihrem hinteren Ende, so dass zu dieser Zeit sowohl die Körperzelle und die äussere Prothalliumzelle, als auch der Embryonalzell- und der Stielzellkern an dem mit der Exine abschliessenden Ende des Pollenschlauches zusammentreffen.

Nach den Untersuchungen von Belajeff (1,2), Strasburger (59), Dixon (8) über viele Coniferen ist es allgemein bekannt,

---

1) Vergl. Fig. 23, Taf. IX (Mikrophot.).

dass zur Zeit der Befruchtung alle diese Zellen und Kerne am wachsenden Ende des Pollenschlauches zusammenkommen. Hirase (25, 24) hat jedoch festgestellt, dass bei *Ginkgo biloba* ein umgekehrter Process stattfindet, weil hier das wachsende Ende des Pollenschlauches in das Nucellargewebe eindringt und wie eine Wurzel functionirt, während kurz vor der Befruchtung alle diese Zellen und Kerne in dem entgegengesetzten Ende des Pollenschlauches sich befinden.

Das oben erwähnte Verhalten des Pollenschlauches bei *Cycas revoluta* stimmt daher völlig in dieser Beziehung mit dem bei *Ginkgo biloba* überein und ist von dem bei den Coniferen diametral verschieden.

III. Spermatogenese [1]).

Bald nach der Ansammlung aller Gebilde eines Pollenschlauches an einem Ende, beginnen sie ihre organische Structur einzubüssen, ausgenommen die Körperzelle, indem alle diese Gebilde stark anschwellen und mehr und mehr gelockert werden, um gänzlich zu verschwinden. Wohin diese desorganisirten Gebilde gerathen, ist eine offene Frage; allein, es scheint mir, als wenn sie der Körperzelle als Nahrungsmittel für ihre weiter unten zu beschreibenden Umwandelungen dienten. Eine Körperzelle verwandelt sich, in Folge dieser Processe, in je zwei Spermatozoiden; ein Umstand, durch den wir uns berechtigt glauben, diese Zelle als spermatogene bezeichnen zu dürfen.

Um diese Zeit, wo die Gebilde zu verschwinden beginnen, fängt das Cytoplasma der spermatogenen Zelle grobnetzförmig zu werden an, ehe die Kerntheilung geschieht. Bei der Kerntheilung wird eine Anzahl der Chromosomen in der homogenen Grundsubstanz des Zellkernes sichtbar, welche aus einem Körnchenaggregat bestehen und durch Heidenhain's Eisenhämatoxylin intensiv blau gefärbt werden (Fig. 23). Bald nimmt der rundliche Zellkern eine trapezoidische Gestalt an und die Chromosomen von gleicher Beschaffenheit wie beim vorigen Stadium bilden sich zu Stäbchen aus (Fig. 24, Taf. IX). Bis dahin erkennen wir jedoch gar keine Veränderungen an den Centrosomen.

---

1) Bezüglich der Spermatogenese der Cycadeen besitzen wir in der botanischen Literatur nur eine Mittheilung Webber's über *Zamia integrifolia* (69).

Fig. 25 *a* stellt ein Stadium der Karyokinese dar, wobei alle Chromosomen schon sehr nahe an die beiden Pole der Spindel gelangt sind. Jedes derselben ist aus in einer Reihe angeordneten Chromatinkörnern zusammengesetzt; das Linin ist nicht deutlich wahrnehmbar. In diesem Stadium wandelt sich jedes Centrosom zu einer Gruppe von feinen Stäbchen um, um welche die Strahlensonne, wenn auch nicht so ausgeprägt wie bevor, noch vorhanden ist [Fig. 25 *b*, Taf. IX][1]).

Um die Zeit, wenn alle Chromosomen schon an die beiden Pole gelangt und in der Bildung der Tochterkerne begriffen sind (Dyaster), wandelt sich jedes Centrosom zu einem Häufchen von Granula um, um welches das Vorhandensein der Strahlensonne jedoch zweifelhaft ist.

Nach der Vollendung der Kerntheilung ist jeder Tochterkern rundlich, ganz homogen, und weist eine Anzahl von kleinen Nucleolen auf. Nach der Zelltheilung trennen sich nicht zwei Tochterzellen unmittelbar von einander, sondern ein Band von schwach färbbarem Cytoplasma, welches durch die Mittellinie der Mutterzelle hindurchgeht, markirt die Grenze von zwei Tochterzellen, von welchen jede nun, nach der Terminologie der Zoologen, als eine Spermatide bezeichnet werden kann. Jedes Centrosom besteht dann, wie beim vorigen Stadium, aus einem Häufchen von Granula (Fig. 26, Taf. IX).

Das nächste Stadium ist durch das eigenthümliche Verhalten dieses Granulahäufchens charakterisirt. Diese Granula ordnen sich nämlich neben dem Zellkerne zu einem mehr oder minder breiten kurzen Band an, wobei die Zusammensetzung aus Granula am Anfang deutlich wahrnehmbar ist (Fig. 27 *a*, Taf. IX). Fig. 27 *b* und *c* stellen dieses Band im Profil resp. Aufriss dar. Wenn man das Band im Profil unter starker Vergrösserung untersucht, so erkennt man, dass eine Anzahl von radialen Strahlen aus diesem Band nach der der Peripherie der Spermatide zugewendeten Seite entwickelt ist (Fig. 27 *b*, Taf. IX). Diese radialen Strahlen stellen die Cilienanlagen dar, da die Cilien, welche bald nachher bei jeder Spermatide deutlich erkennbar werden, offenbar nichts anderes sind als die Umwandlungsproducte dieser Strahlen,

1) Wie aus dem rundlichen Centrosom eine solche Stäbchengruppe erzeugt wird, ist mir noch nicht klar. Ob der Process mit dem, was Webber bei *Zamia integrifolia* beschrieben hat (68), übereinstimmt oder nicht, vermag ich auch noch nicht zu entscheiden.

wenn auch, wie dieser Umwandlungsprocess geschieht, noch nicht völlig aufgeklärt ist. Ebensowenig ist es sicher zu bestimmmen, ob diese radialen Strahlen von denselben herrühren, welche das noch nicht ausgedehnte Centrosom umgeben haben, oder ganz Neubildungen darstellen, allein das erstere scheint mir viel wahrscheinlicher zu sein.

Unterdessen erzeugt der Zellkern einen kurzen, schnabelförmigen Fortsatz nach diesem Bande zu, mittelst dessen derselbe in innige Verbindung mit dem letzteren gelangt (Fig. 27 *a*, *b*, Taf. IX). Die Erzeugung des Schnabelfortsatzes des Zellkernes und die bandförmige Anordnung des granulären Centrosoms finden anscheinend gleichzeitig statt und demgemäss ist es mir unmöglich, zu bestimmen, ob der eine oder der andere dieser zwei Processe die primäre Erscheinung ist. Allein wenn der erstere als primär erkannt wird, so werden wir vielleicht berechtigt sein daraus zu folgern, dass die Mitwirkung des Zellkernes für die bandförmige Anordnung der Granula unentbehrlich ist.

Bald hiernach können wir die Zusammensetzung des Bandes aus Granula nicht mehr nachweisen, indem sie miteinander verschmelzen, um einen dünnen Faden auszubilden (Fig. 28, Taf. IX). Der letztere ist von diesem Zeitpunkte an durch sein eigenthümliches und für die Spermatogenese hochwichtiges Verhalten charakterisirt. Er dehnt sich nämlich spiralig aus (Fig. 33, Taf. IX) und windet sich unter die äussere Fläche jeder halbkugeligen Spermatide, immer nahe an derselben bleibend [1]); dabei steigt die Spirale senkrecht zu der karyokinetischen Spindel, aus der die zwei Spermatiden entstanden, auf (Fig. 28 u. folg., Taf. IX).

In der Fig. 28*a*, Taf. IX, welche einen der ebenen Fläche der halbkugeligen Spermatide parallel geführten Schnitt darstellt, findet man ein mehr oder minder ausgedehntes Centrosomband. Die Cilien, welche, wie oben schon erörtert, wahrscheinlich aus den radialen Strahlen des granulären Centrosombandes umgewandelt sind, sind nun an dem Band, welches ihnen als Befestigungsstelle dient, sehr deutlich wahrzunehmen (Fig. 28*b*, Taf. IX). Der Zellkern, welcher unterdessen im Wachsthum begriffen ist, streckt sich aus, um eine birnförmige Gestalt anzunehmen. Sein Schnabel-

---

1) Zu dieser Zeit trennen sich je zwei aus einer spermatogenen Zelle erzeugte Tochterzellen von einander und bilden zwei halbkugelige Spermatiden.

fortsatz verlängert sich auch zugleich und bewegt sich Hand in Hand mit der Ausdehnung des Bandes nach der gleichen Richtung, bis der erstere nach einem bestimmten Punkt der lateralen Seite der Spermatide gerichtet ist, von welchem Punkte aus die Spirale sich ausdehnt, ohne von dem Zellkerne begleitet zu werden (Fig. 28*a*, *b*, Taf. IX). Während dieser Bewegung standen der Zellkernschnabel und das Centrosomband ohne Zweifel stets in inniger Verbindung und bleiben es noch, nachdem die Ruhe wieder eingetreten ist.

Fig. 29*a*, Taf. IX stellt einen zur ebenen Fläche der halbkugeligen Spermatide senkrecht geführten medianen Schnitt dar. Dabei hat das Centrosomband unter der Oberfläche der Zelle schon eine Windung gemacht, so dass man an den beiden lateralen Seiten jeder Spermatide diesem Band je einmal im Durchschnitt begegnet (Fig. 29*a*, *c*, Taf. IX). Durch seinen Schnabel bleibt noch der Zellkern mit dem letzteren in Verbindung und offenbar in innigem Connex. Die Cilien, welche schon bei dem vorigen Stadium dem Centrosomband entsprossen sind, sind nun ausserhalb der Zelle, wenn auch nur eine kurze Strecke, sichtbar (Fig. 29*a*, *b*). Insofern als das Band in seiner spiraligen Ausdehnung stets unter der Oberfläche der Zelle läuft, so müssen die dem Bande inserirten Cilien durch eine mehr oder minder dicke Schicht Cytoplasmas hindurchgehen, um an die äussere Fläche der Zelle zu gelangen. In Fig. 29*a* sind die Schnäbel zweier Kerne nach der entgegengesetzten Seite gerichtet; dies ist indessen nicht die allgemeine Regel, da ebenso oft ihre Richtungen miteinander übereinstimmen.

Das Centrosomband beschreibt um die halbkugelige Spermatide fast fünf Windungen, welche von oben gesehen und von der Spitze ausgehend, von rechts nach links verlaufen, d. h. umgekehrt wie der Uhrzeiger. Fig. 31, Taf. IX zeigt den medianen Schnitt einer solchen Spermatide. Sie lehrt uns, dass die Verbindung zwischen dem Zellkerne und dem Centrosom, welche eine merkwürdige Erscheinung der vorigen Stadien bildet, nicht mehr besteht. Wann und wie diese Verbindung verloren geht, ist nicht genau bekannt, allein bei dem in Fig. 30, Taf. IX dargestellten Stadium, wobei das Centrosomband fast drei Windungen gemacht hat, vermissen wir schon diese Verbindung. Ausserdem bietet dabei das eine Ende des Zellkernes, welches seinem Schnabeltheil entspricht, den Anblick einer Lostrennung vom Centrosombande, was darauf hindeutet, dass die Verbindung zwischen dem Zellkerne und dem Cen-

trosom schon einige Zeit nach dem Anfang der spiraligen Windung des letzteren verloren gegangen ist[1]).

Wenn man aus einem fast vollständig gereiften Spermatozoid einen medianen Schnitt macht, so erkennt man, dass es aus einem Zellkerne und einem ihn völlig umhüllenden Cytoplasmamantel besteht. Der erstere ist nun grösser und dichter als bei Fig. 31, Taf. IX, während der letztere bedeutend dünner geworden ist (Fig. 32, Taf. IX). Auch durch denselben Schnitt erkennen wir, dass die äussere Contour, sowohl des Zellkernes als auch des Cytoplasmamantels, welche der kugeligen Fläche der halbkugeligen Spermatide entspricht, statt kreisförmig zu sein, ziemlich tief gelappt ist. In der Einkerbung zwischen je zwei Lappen des Mantels, von welchen im Ganzen zehn vorhanden sind, liegt die Schnittfläche des Centrosombandes, so dass es den Anschein bietet, als ob die Cilien von diesen Einkerbungen aus hervorgesprossen wären. Die gelappte Contour des Zellkernes und des Cytoplasmamantels rührt davon her, dass nach der spiraligen Ausdehnung des Centrosombandes unter der Oberfläche der Spermatide, sowohl im Cytoplasma als auch im Zellkerne, eine schraubenförmige Rinne sich längs dieser Spirale, und sehr nah daran bildet, und dass die oben erwähnte Einkerbung nichts anderes ist als diese Rinne im Durchschnitt. Die Thatsache, dass ein medianer Schnitt zehn Einkerbungen aufweist, ist leicht zu verstehen, weil man der spiraligen Rinne zweimal bei jeder Windung und daher im Ganzen zehnmal begegnen muss. Die Bildung der Rinne im Zellkerne ist zweifellos auf sein ungleiches Wachsthum zurückzuführen, wobei der rundliche Kern weniger an den der Rinne entsprechenden Theilen als an den anderen auswächst. Das Dünnerwerden des Cytoplasmamantels ist hauptsächlich durch seinen Substanzverlust bewirkt und die Ursache dieses Verlustes ist in diesem Zellkernwachsthum zu suchen.

---

1) Bei dem Sporenabgrenzungsvorgang der Ascomyceten, wobei auch die Verbindung des Zellkernschnabels mit dem Centrosom stattfindet, beobachtete Harper (19), dass nach der Bildung der Grenzschicht um die Sporen „der schnabelförmige Fortsatz des Kerns immer schmäler und zu einem sich blau färbenden Faden reducirt wird, in welchem Chromatin und Wand nicht mehr zu unterscheiden sind." Einen solchen Vorgang konnte ich jedoch nicht bei *Cycas* beobachten, und das sehr häufige Vorkommen eines wie bei Fig. 30, Taf. IX gestalteten Zellkernes führt uns eher zu der wahrscheinlichen Annahme, dass der Zellkernschnabel vom Centrosombande hier plötzlich losgerissen wird.

Fig. 33*a*, *b*, Taf. IX stellen ein fast gereiftes Spermatozoid im optischen Durchschnitte in zwei Ansichten dar. Wie bei dem wirklichen Schnitte ist auch hier die Zusammensetzung aus dem Zellkerne und dem Cytoplasmamantel leicht zu erkennen[1]). Der letztere besteht aus fast vier spiraligen Windungen, welche von einander durch die spiralige Rinne begrenzt sind und sich niemals auseinander trennen; wenn man von der Spitze ausgeht und von oben sieht, laufen die Windungen von rechts nach links, d. h. umgekehrt wie der Uhrzeiger. Dagegen beschreibt der Zellkern niemals die spiralige Windung, wie es bei den Kryptogamen der Fall ist.

Es ist mir noch nicht geglückt, die Spermatozoiden von *Cycas* im lebenden Zustand zu beobachten, so dass ich die vollständig gereiften Spermatozoiden nur an den Schnitten untersuchen konnte. Soweit ich diese Schnitte mit denen jüngerer Stadien vergleichen konnte, stimmt die Gestalt der reifen Spermatozoiden mit derselben der oben beschriebenen fast überein; nur sind die ersteren bedeutend schmäler und länger; auch ist ein spitziger Schwanz vorhanden, welcher weiter nichts ist, als die Verlängerung des hinteren Endes des cytoplasmatischen Mantels (Fig. 34*sc*, Taf. IX). Nach Hirase (24) ist ein Schwanz bei den Spermatozoiden von *Ginkgo biloba* vorhanden, allein, nach Webber (69) ist ein solcher bei denen von *Zamia integrifolia* nicht gefunden[2]). Der Schwanz ist dem Schwanzfaden der thierischen Spermatozoiden nicht homolog; er hat vielleicht kein Homologon im Reiche des Thierischen. Die Cilien der pflanzlichen Spermatozoiden entsprechen, wie Belajeff mit Recht behauptet (6), dem Schwanzfaden der thierischen und daher fällt das Centrosomband der pflanzlichen Spermatozoiden mit dem Mittelstück der thierischen morphologisch zusammen.

---

1) Bezüglich der Zusammensetzung der Spermatozoiden der Kryptogamen sind bekanntlich zwei entgegengesetzte Anschauungen vorhanden. Erst neuerdings brachten Belajeff's schöne Untersuchungen Licht in dieses Thema, indem er durch höchst exacte, aber mühsame Methoden die Zusammensetzung des Spermatozoidenkörpers aus dem Zellkerne und Cytoplasma klar festgestellt hatte (3, 4, 5, 6). Bei *Cycas* ist die Zusammensetzung des Spermatozoidenkörpers aus diesen zwei Zellbestandtheilen wegen seiner ausserordentlichen Grösse sehr leicht nachzuweisen, ja sogar ist es ohne grosse Mühe möglich, diese Zusammensetzung bei frischem Material zu erkennen.

2) Nach Hirase (25) wird der Schwanz bei den Spermatozoiden von *Ginkgo* gerade im Augenblicke ihres Hervorbrechens aus dem Pollenschlauch entwickelt. Ohne Zweifel geschieht es ebenso bei denen von *Cycas*, da ich niemals die mit einem Schwanz versehenen Spermatozoiden innerhalb des Pollenschlauches habe beobachten können.

Soweit ich an den Schnitten bestimmen konnte, beträgt das reife Spermatozoid von *Cycas* 160 μ in der Länge und 70 μ in der Breite; der Schwanz ist 80 μ lang, so dass der Hauptkörper und der letztere gleich lang sind. Nach Webber (69) ist das Spermatozoid von *Zamia* 258—332 μ lang und 258—306 μ breit, so dass das Spermatozoid von *Cycas* bedeutend kleiner ist als das von *Zamia*.

Vergleicht man die oben beschriebene Entwickelungsgeschichte der Spermatozoiden von *Cycas* mit der neuerdings von Belajeff bei verschiedenen Pflanzengruppen — Characeen, Equisetaceen, Filicineen — festgestellten, so ist eine nahe Uebereinstimmung unleugbar zu erkennen. Nach Hirase stimmt auch die Spermatogenese von *Ginkgo biloba* mit derselben von *Cycas* wesentlich überein (25). Was neuerdings Webber bei *Zamia* beschrieben hat (69), weicht von dem, was ich eben erörtert habe, in einem wesentlichen Punkt ab (siehe weiter unten).

Die merkwürdigen Erscheinungen bei der Spermatogenese von *Cycas* sind: Verbindung des Zellkernes mit dem Centrosom, bandförmige Anordnung der Granula, Ausdehnung des Granulabandes und Aussprossung der Cilien aus diesem enorm ausgedehnten Centrosom[1]).

Die Verbindung des Zellkernes mit dem Centrosombande ist aus den Fig. 27, 28, 29, Taf. IX leicht zu erkennen. Diese Verbindung scheint einen wichtigen Vorgang in der Spermatogenese auszumachen, weil, solange als das Centrosom mit dem Zellkerne nicht in Communication kommt, weder die Ausdehnung des ersteren noch die Sprossung der Cilien beginnt. Indessen ist es nicht sicher zu bestimmen, ob dieser Communicationsprocess ausschliesslich an den einen oder den anderen der zwei Vorgänge oder gleichzeitig an die beiden gebunden ist. Klar ist es zwar, dass dieser Process sich auf die Aussprossung der Cilien bezieht, da wir schon in der botanischen Literatur einige diesbezügliche Beispiele besitzen. Ob auch die Mitwirkung des Zellkernes für die Ausdehnung des Centrosoms unentbehrlich ist oder nicht, bleibt dagegen noch eine offene Frage, wenn auch die erstere Annahme mir viel wahrscheinlicher zu sein scheint.

1) Die Thatsache, dass auch bei den thierischen Spermatozoiden das Centrosom sich stark ausstreckt und die Cilien von demselben aussprossen, wurde neuerdings von Hermann festgestellt (20).

Die Betheiligung des Zellkernes an der Bildung der Cilien findet ein analoges Beispiel bei der Schwärmsporenbildung von *Oedogonium*. Strasburger spricht sich wie folgt aus: „Die sich zur Schwärmsporenbildung anschickenden Zellen von *Oedogonium* füllen sich mit Inhalt an. Ihr Saftraum schwindet, während ihr wandständiger Zellkern zugleich mittelständig wird. Hierauf verlässt der Zellkern diese centrale Lage und bewegt sich nach derjenigen Seite der Zelle hin, an welcher die Mundstelle der Schwärmspore gebildet werden soll. Er erreicht hierbei fast die Oberfläche des Zellkörpers, welche sich ihm ein wenig entgegensetzt. Ich habe berechtigten Grund jetzt anzunehmen, dass diese Einsenkung der Oberfläche nach der Centrosphäre gerichtet ist . . . Unter demselben Einfluss der Centrosphären beginnt sich jetzt auch Kinoplasma an derselben anzusammeln. Diese Ansammlung fängt an der tiefsten Stelle der Einsenkung an und setzt sich an den Seiten derselben fort. Nachdem sie ein bestimmtes Maass erreicht hat, beginnt der Zellkern gegen das Innere der Zelle wieder zurückzuweichen. Die feinkörnige Substanz der Ansammlung wird von aussen nach innen homogener, und alsbald wachsen frei aus deren Rande zahlreiche feine Cilien hervor . . .“ (60, p. 63).

Die Communication des Zellkernes mit dem Centrosom findet auch bei einem andern Vorgang als die Spermatogenese statt. Als Beispiel dazu möchte ich hier Harper's Untersuchungen über die Ascosporenbildung bei den Erysipheen und Pezizeen hervorheben (19). Bei diesem Process producirt der Zellkern der unreifen Spore zuerst einen Schnabel, welcher mit dem Centrosom in Verbindung kommt; die Radien, die sich in der Richtung des Schnabels fortsetzen, fangen an, von der Centrosphäre als Centrum nach dem Kern sich umzulegen, sie verschmelzen dann miteinander und bilden eine Grenzschicht um jede Spore. „Dass der Kern bei der Bildung der kinoplasmatischen Grenzschicht eine wichtige Rolle spielt, ist aus der eigenartigen Einrichtung des Schnabelfortsatzes zu schliessen, durch den der Kern und die Centrosphäre während des ganzen Processes miteinander innig verbunden bleiben. Nur durch die Annahme einer solchen beiderseitigen Betheiligung des Chromatins und des Centralkörperchens an der Strahlenbildung ist eine Erklärung dieser merkwürdigen Structur zu geben . . .“ (a. a. O., p. 276). Da die Grenzschicht, die Cilien und die radialen Strahlen völlig in ihrer Structur übereinstimmen[1]), so ist es

1) Nach Strasburger sind alle diese Gebilde kinoplasmatisch.

kein Wunder, dass die Verbindung des Zellkernes mit dem Centrosom hier wie dort gleicher Weise stattfindet.

In seinen Untersuchungen über die Entwickelung der Spermatozoiden von *Zamia integrifolia* hat Webber solche Verbindung zwischen dem Zellkerne und dem Centrosom (nach ihm sog. „Blepharoplast") gar nicht erwähnt. Fehlt denn eine solche Verbindung überhaupt bei *Zamia?* Ich bin nicht im Stande, die Untersuchungsmaterialien von *Zamia* mir zu beschaffen, um Webber's Angaben nachzuprüfen und diese Frage zu entscheiden. Indessen ist es schon von vornherein höchst unwahrscheinlich, dass so ein wichtiger Vorgang, welcher nicht nur bei der Spermatogenese verschiedener weit entfernten Pflanzengruppen regelmässig wiederkehrt, sondern auch bei dem der Cilienbildung ähnlichen Vorgang der Sporenabgrenzung der Ascomyceten stattfindet, bei der Spermatogenese der so nahe verwandten *Zamia* fehlen sollte und ich bin geneigt anzunehmen, dass Webber diese Verbindung bei *Zamia* wohl übersehen haben möchte. Die Fig. 1 in seiner zweiten Abhandlung (69) stellt einen Querschnitt eines jungen Spermatozoids dar, wobei diese Verbindung auch bei *Cycas* nicht zu sehen ist. Wenn er einen Längsschnitt aus einem Spermatozoid in demselben Stadium machte, so würde er sicher nicht verfehlen, sich von der Existenz dieser Verbindung zu überzeugen.

IV. Befruchtung [1]).

1896—97 publicirte ich eine vorläufige Mittheilung über die Spermatozoiden von *Cycas revoluta* (29).

1897 publicirte Webber zwei Mittheilungen, welche dem Verhalten der Spermatozoiden von *Zamia integrifolia* im lebenden Zustand und dem Befruchtungsvorgange bei dieser Cycadee gewidmet sind (69, 70).

Wir wenden zuerst unsere Aufmerksamkeit dem Eikerne zu. Noch bevor die Kanalzelle völlig zu Grunde geht, befindet sich der noch kleine Eikern am oberen Theil der Eizelle. Er zieht sich allmählich nach der Eimitte zurück; je mehr er sich derselben

1) Bei *Cycas* ist es unmöglich, den Vorgang der Befruchtung im lebenden Zustand genau zu studiren. Die folgende Beschreibung ist auf eine Vergleichung der Präparate gegründet, welche aus in verschiedenen Stadien der Befruchtung gesammelten Materialien hergestellt sind.

nähert, desto mehr nimmt er an Grösse zu, bis er dort eine auffällige Grösse erreicht. Er ist gewöhnlich vielmals länger als breit (Fig. 37*a*, Taf. IX); nicht selten ist er sehr schmal, aber ausserordentlich lang, so dass er sogar eine Länge von 370 μ erreichen kann! Die Veränderungen in der inneren Beschaffenheit des Eikernes gehn Hand in Hand mit seiner Vergrösserung: zuerst ist das Kerngerüst ganz homogen, dann wird es mehr und mehr feinfädig und schliesslich grobperlschnurartig.

Wie ich in meiner vorläufigen Mittheilung (29) schon constatirt habe, finden wir stets zur Befruchtungszeit den zwischen dem Halstheil der Eizelle und dem zu einer papierdünnen Haut gedehnten Nucellus, in der sog. „Endospermhöhle" [1]), aufgespeicherten Saft. Er ist, wie dann schon erörtert, unentbehrlich für das Gelingen der Befruchtung, indem die aus dem Pollenschlauch hervorbrechenden Spermatozoiden, welche natürlich sich nur bei Anwesenheit von Wasser bewegen können, in diesem Saft mittelst Cilien schwimmen, um zur Eizelle zu gelangen. Neuerdings hat Webber (69) die Vermuthung ausgesprochen, dass bei *Zamia* dieser Saft aus dem Pollenschlauch herstammt, allein ich habe bei *Cycas* oft Fälle angetroffen, in denen eine Menge Saft schon in der Endospermhöhle vorhanden war, wenn auch alle Pollenschläuche noch ganz intact waren, so dass wir zu der Annahme geführt werden, dass wenigstens ein Theil dieses Saftes — wahrscheinlich der grösste Theil — aus dem weiblichen Organe herstammt. Weiter ist es zweifellos nach Pfeffer's Untersuchungen (43), dass der analoge Saft bei Farnkräutern und Moosen etc. eine specifische chemotactische Substanz für die Spermatozoiden enthält, die bei *Cycas* zu erkennen mir noch nicht gelungen ist.

Wenn die aus dem Pollenschlauch hervorbrechenden und rasch schwimmenden Spermatozoiden nach der Eizelle gelangen, stossen sie an dieselben anscheinend so heftig an, dass derjenige Theil der Eizelle, welcher von einem Spermatozoid getroffen wird, sich einsenkt, um ihm Platz zu machen (Fig. 34 u. 36, Taf. IX). Von dort an dringt nun das Spermatozoid in die Eizelle; die Einsenkung wird aber vermöge der halbflüssigen Natur der Eizelle sofort mit dem Eindringen des Spermatozoids aufgehoben. Bei der Eizelle scheint eine besonders bevorzugte Stelle für das Eindringen der

1) Cavité endospermique (66, p. 3).

Spermatozoiden nicht zu bestehen, überall wo es irgend an die Eizelle stösst, dringt es sogleich ein.

Wie oben erwähnt, besteht jedes Spermatozoid aus einem Zellkerne und einem ihn völlig umhüllenden Cytoplasmamantel. Das Spermatozoid dringt in die Eizelle als solches ein (vergl. Fig. 34, Taf. IX, welche ein gerade in die Eizelle eingedrungenes Spermatozoid darstellt); allein, sofort nach seinem Eindringen streift es sich von seinem Cytoplasmamantel ab, welcher sich schnell desorganisirt (Fig. 35 *cpm*, Taf. IX), während gleichzeitig der Spermakern sich im nackten Zustand nach der Eizelle hinbewegt (Fig. 1 u. 2 im Text).

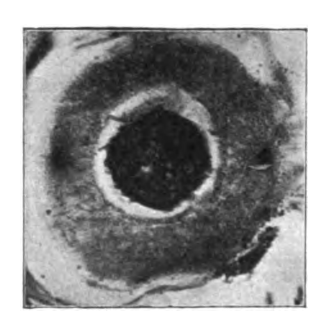
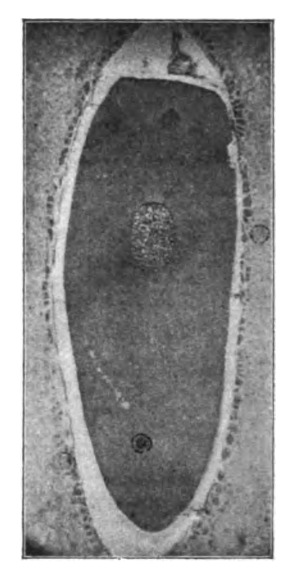
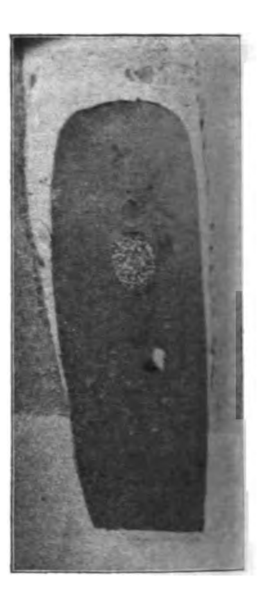




Fig. 1.

Nach Mikrophotographien. Die schwarzen und weissen Linien etc. in den Figuren rühren vom Mikrotommesser her. Links eine Körperzelle des ausgewachsenen Pollenschlauches. Centrosomen! Zellkerninhalt durch Präparation stark geschrumpft und deshalb Kernmembran sehr deutlich (Vergr. 218). Rechts zwei erste Stadien der Befruchtung (Vergr. 35). Fortsetzung in Fig. 2, p. 585.

Es ist eine fast gewöhnliche Erscheinung, dass mehr als ein Spermatozoid zu einer Eizelle gelangen; von diesen Spermatozoiden kann in normalen Fällen nur einer in's Eiinnere eindringen und alle anderen verbleiben an der Oberfläche des Eies, um dort allmählich zu zerfallen (Fig. 36 *spm'*, Taf. IX). Ich habe jedoch einige Mal beobachtet, dass auch zwei Spermatozoiden innerhalb der

Eizelle vorhanden sind. Ob beide Spermakerne mit einem Eikerne sich zugleich verbinden können, wie von Strasburger (55, Taf. IV, Fig. 130; 57, p. 64) bei einigen Angiospermen beobachtet wurde, oder nicht, bleibt noch festzustellen. Innerhalb der Eizelle von *Pinus sylvestris* beobachtete auch Dixon (8) zwei Spermakerne, von welchen, nach ihm, nur einer mit dem Eikerne copuliren kann.

In der Eimitte sieht man den Eikern sich an seiner Spitze leicht einbiegen, um dort eine kraterförmige Vertiefung auszubilden (Fig. 37 *a*, *b*; *h*, Taf. IX). Zugleich beginnt sich die dichte feinkörnige Substanz an demjenigen Theil des Kernes anzusammeln,



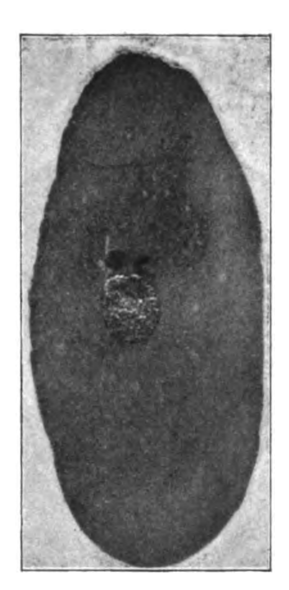


Fig. 2.
Fortsetzung von Fig. 1, successive Stadien der Befruchtung (Vergr. 35).

welcher den Boden dieser Vertiefung überzieht, um dort eine dünne Schicht auszubilden[1]). Dieser eigenthümliche Process findet gewöhnlich nach dem Eindringen des Spermatozoides in die Eizelle statt, nicht selten aber noch, bevor es an die Eizelle gelangt ist. Diese Vertiefung wird für die Aufnahme des eindringenden Spermakernes bestimmt und mag die „Empfängnisshöhle“ genannt werden.

1) Welche Rolle diese Substanzschicht bei der Befruchtung zu spielen hat, ist noch nicht näher ermittelt worden.

Die Verschmelzung des Spermakernes mit dem Eikerne geschieht im Centrum der Eizelle gerade an der oben erwähnten Empfängnisshöhle des Eikernes (Fig. 2, p. 585; Fig. 38, Taf IX). Die relative Lage der beiden Kerne zur Zeit der Copulation ist stets bestimmt, insofern als der Spermakern immer oberhalb des Eikernes liegt. Der Sperma- und Eikern sind leicht unterscheidbar, nicht nur wegen ihrer relativen Lage, sondern wegen des Unterschieds in Grösse und Beschaffenheit. Der erstere ist weit kleiner als der letztere und ausserdem ist das Kerngerüst des ersteren dicht feinkörnig, während dasselbe bei dem letzteren grobkörnig ist.

Das weitere Verhalten des Spermakernes ist höchst eigenthümlich. Zuerst wächst sein basaler, in der Empfängnisshöhle eingesenkter Theil zu einer wurzelartigen Verlängerung aus (Fig. 2, p. 585; Fig. 39, Taf. IX), welche sich bald in einige kurze Zweige spaltet (Fig. 2, p. 585; Fig. 40, Taf. IX); zugleich übt er anscheinend einen mehr oder minder grossen Druck auf den Eikern aus und strebt innerhalb des letzteren sich einzusenken. Die wurzelartige Verlängerung scheint dabei keine andere Bedeutung zu haben, als die, sich mit ihrer länglich-schmalen Gestalt in den Eikern einzubohren und damit diesen Einsenkungsvorgang zu erleichtern. Nun dringt der Spermakern immer tiefer in den Eikern hinein, bis schliesslich sein ganzer Körper innerhalb des letzteren liegt und von ihm völlig umhüllt wird; dann erst verliert der Spermakern seine Membran (Fig. 41 *a*, *b*, Taf. IX) und wird dort allmählich aufgelöst. Fig. 42 *a* und *b*, Taf. IX stellen einen solchen Spermakern, welcher schon fast gänzlich aufgelöst worden ist *(n)*, in zwei Vergrösserungen dar; die massenhafte Ansammlung stark färbbarer Substanzen, welche man um diese Reste des aufgelösten Kernes beobachtet *(ms)*, sind die von ihm ausgeschiedenen, männlichen Stoffe.

Innerhalb des Eikernes zerreisst der Spermakern nicht selten zu zwei oder mehreren Theilen, die dort selbstständig von einander aufgelöst werden. Fig. 43, Taf. IX stellt zwei solcher Theile dar, welche schon fast gänzlich aufgelöst sind *(x, z)*. In Fig. 41 *b*, Taf. IX sehen wir neben der Hauptmasse des Spermakernes, welcher schon membranlos geworden ist, zwei solche aus ihm gerissene Theile; einer derselben *(n')* weist noch eine anscheinend intacte Membran auf, während bei dem anderen *(n")* sie schon an vielen Stellen unterbrochen ist. Fig. 44, Taf. IX stellt einen Spermakern dar, welcher im Begriff steht, durch Einschnürung in zwei Massen zu zerfallen.

Schliesslich wird ein Keimkern gebildet, welcher sich dem äusseren Aussehen nach keineswegs von dem noch nicht befruchteten Eikern unterscheidet.

Der oben beschriebene Copulationsmodus weicht nicht unbedeutend von dem bisher sowohl bei den Phanerogamen, wie *Lilium* (15), *Iris* (10) etc., und den Kryptogamen, wie *Vaucheria* (40) etc., als auch bei den Thieren, wie *Ascaris* (7), *Toxopneustes* (72) etc., bekannten ab. In der botanischen Literatur finden wir, soweit ich weiss, kein einziges dazu analoges Beispiel; es mag noch erwähnt werden, dass diese Copulation vielleicht einen besonderen, bisher unbekannten Typus des pflanzlichen Befruchtungsmodus darstellt[1]).

Ehe ich weiter gehe, möchte ich hier unsere Aufmerksamkeit einer sehr merkwürdigen Erscheinung bei dieser Copulation zuwenden. Von dem Stadium an, welches in Fig. 2, Mitte, p. 585 oder Fig. 39, Taf. IX dargestellt ist, durch ziemlich lange Zeit nach dem Schluss der Copulation, beobachtet man stets neben dem Spermakern eine mehr oder minder massenhafte Ansammlung der durch Tinctionsmittel schmutzig und intensiv färbbaren Substanzmasse *(tr)*. Es ist fast zweifellos, dass diese Masse durch den Spermakern ausgeschieden ist; sie geht wahrscheinlich in flüssigem Zustande durch die Kernmembran hindurch auf dem Wege der Filtration oder Diosmose, insofern ich in der Kernmembran selbst mit den besten, mir zur Verfügung stehenden Systemen (Zeiss' Apochromat 2 mm, Ap. 1,30), keine offenen Poren wahrzunehmen vermochte. Wenn man alle oben beschriebenen Stadien der Copulation verfolgt, wird die allmähliche Abnahme der Grösse und Dichtigkeit des Spermakernes in die Augen fallen (Fig. 38—40, Taf. IX). Nun ist diese Abnahme zweifellos auf den Substanzverlust zurückzuführen, welcher durch diese Ausscheidung hervorgerufen worden ist, insofern bei den in Fig. 39, 40 dargestellten Stadien die Kernmembran des Spermakernes noch ganz intact und daher keine männliche Substanz in den Eikern gelangt ist. Bei dem Spermakerne, welcher in Fig. 39 dargestellt ist, sieht man ausserdem diese Ausscheidungsproducte, vielleicht gerade im Acte des Ausfliessens aus dem Kerne begriffen. Bezüglich dieser in

1) Die Copulation der Ei- und Spermakerne bei *Cycas* ist wegen ihrer ausserordentlichen Grösse besonders zu Demonstrationsobjecten bei Vorlesungen geeignet. Wenn man z. B. ein Dauerpräparat der in Fig. 2, p. 585 dargestellten Stadien bei durchfallendem Lichte beobachtet, so wird man diese Copulation, wenn auch nicht ganz deutlich, sogar mit unbewaffneten Augen wahrnehmen.



Rede stehenden Substanzen bin ich noch nicht im Stande, über ihre Natur Sicheres auszusagen. Jedoch dürfte eine Hypothese über die Entstehung dieser Masse, zu der ich gelangt bin, nicht ganz werthlos sein. Diese vom Spermakerne ausgeschiedene Substanz stellt wahrscheinlich denjenigen Bestandtheil des Kerninhalts dar, welcher an der Vererbung nicht direct betheiligt ist und z. B. etwa dem Protoplasma oder Ernährungsplasma Nägeli's (39) entsprechen mag. Es ist bekannt, dass nicht der ganze Körper eines Sexualkernes ausschliesslich aus dem Ueberträger der erblichen Eigenschaften (z. B. Nägeli's Idioplasma oder Weismann's [71] Keimplasma) besteht, sondern ausser diesem eine Menge der an der Befruchtung nicht theilnehmenden trophoplasmatischen Bestandtheile enthält. Bei dem in Rede stehenden Vorgang werden wahrscheinlich die letzteren — wenigstens ein Theil der in einem Spermakern enthaltenen — vom Spermakerne nach aussen entfernt. Warum hier eine solche Ausscheidung stattfindet, muss der eigenthümliche Copulationsmodus zum gewissen Grade erklären. Bei der Befruchtung von *Lilium* etc. kommen der Sperma- und Eikern miteinander in Berührung, dann verschwindet die Kernmembran an der Berührungsfläche, worauf die Kernhöhlen der beiden Gebilde miteinander communiciren; der gebildete Keimkern ist deshalb viel grösser als der ursprüngliche Ei- resp. Spermakern. Bei der Befruchtung von *Cycas* verhält es sich ganz anders: Der Spermakern dringt völlig in den Eikern ein, so dass der letztere durch seine Copulation mit dem Spermakerne keinen nennenswerthen Zuwachs seiner Grösse erfährt. Das Verbleiben des Eikernes in der ursprünglichen Grösse, sogar nach der Verschmelzung mit dem Spermakern wird durch den Ausscheidungsprocess der trophoplasmatischen Stoffe und die fast alleinige Ueberführung der Erbmasse zum Eikerne ermöglicht.

Bei der Befruchtung der Thiere, wie *Toxopneustes* und andere, sind bekanntlich die Strahlensonnen zu gewisser Zeit um beide Kerne sehr deutlich wahrzunehmen. Bei *Cycas* können wir keine solche Sonnen beobachten, in Uebereinstimmung mit dem von Farmer und Williams (12) und Strasburger (61) untersuchten Befruchtungsvorgang von *Fucus*. Hinzuzufügen ist noch, dass ich bei der Befruchtung von *Cycas* nicht einmal das Vorhandensein der Centrosomen habe nachweisen können.

Dass die Entdeckung der Spermatozoiden bei *Ginkgo* und *Cycas* eine bis jetzt zwischen den höheren Kryptogamen und Phanero-

gamen anscheinend bestandene scharfe Grenze niederreisst und consequenter Weise die Richtigkeit der seit Hofmeister's bahnbrechenden Untersuchungen (26) allgemein angenommenen Lehre der nahen Verwandtschaft dieser zwei grossen Pflanzengruppen immer mehr hervortreten lässt, ist ohne Weiteres klar, so dass wir es wohl nicht nöthig haben auf die Discussion dieser Frage an dieser Stelle näher einzugehen.

Schon vor vielen Decennien haben ausgezeichnete Forscher, wie Hofmeister und Pringsheim, die Vermuthung über das Vorkommen der Spermatozoiden bei den Phanerogamen ausgesprochen. Wir lesen in Hofmeister's Vergleichenden Untersuchungen (p. 140), „bei den Coniferen durch einen Pollenschlauch (in dessen Inneren vielleicht Samenfäden sich bilden) . . .“ Pringsheim hatte sich wiederholt darüber ausgesprochen. Schon 1855 (43, p. 17) hatte er gesagt: „Sollte die in den Embryosack eindringende Spitze des Pollenschlauches nicht die Spermatozoiden beherbergen, welche gemeinschaftlich mit dem Inhalte des Embryosackes zur ersten nach der Befruchtung sich bildenden Zelle des Embryo würden?“ Ferner 1882 (44, p. 201) sagt er: „In Verbindung mit allen schon berührten Analogien, welche die Saprolegnieen darbieten und mit Hinweis auf meine Beobachtungen an *Achlya* erscheint es mir daher nahezu gewiss, dass auch hier bei dem Uebertritt des Protoplasmas aus den Pollenschläuchen Spermamöben oder ähnliche Samenkörper, die sich wie Plasmodien verhalten, die active Rolle übernehmen.“ Durch die Entdeckung der Spermatozoiden bei *Ginkgo* und *Cycas* haben wir daher bewiesen, dass die von Hofmeister und Pringsheim ausgesprochene Vermuthung, wenn auch nicht völlig, der Thatsächlichkeit entspricht.

V. Folge der Befruchtung.

Schon 1884 wurde die Keimentwickelung von *Cycas circinalis* von Treub eingehend geschildert (65). Durch die Untersuchungen über *Cycas revoluta* kann ich im Ganzen Treub's Arbeit bestätigen; da sie jedoch noch einige Lücken zu bieten scheint, möge mir erlaubt sein, hier diese durch meine Beobachtungen möglichst auszufüllen.

Die hauptsächlichsten Punkte seiner Untersuchungen mögen hier aus der Abhandlung kurz wiedergegeben werden (a. a. O., p. 4. u. folg.): — „Si l'on traite des oeufs nouvellement fécondés par

des matières colorantes, on réussit à en trouver dans le protoplasma desquels sont distribués une foule de petits noyaux ... D'après nos connaissances actuelles, on peut dire sans hésiter que tous ces noyaux tirent leur origine du noyau fécondé de l'oosphère... Peu de temps après tous ces noyaux vont se ranger contre la paroi, ils forment ensemble une couche dont les éléments sont séparés par des intervalles sensiblement égaux. En même temps le protoplasma quitte le centre de l'oosphère où il se forme une grande lacune. Bientôt il se forme une différentiation en celles autour des noyaux, et le proembryon, car c'est ainsi qu'il faut nommer l'ensemble de ces cellules, affecte la forme d'un sac allongé ... La paroi de ce sac se compose d'une ou de deux rangées de cellules; seulement, dans le fond du sac les cellules sont plus nombreuses et forment un cunas qui se distingue de bonne heure."

Wie in dem vorigen Abschnitt erwähnt, ist die erste Folge der Verschmelzung der zwei Sexualkerne die Bildung eines Keimkerns. Er ist gewöhnlich kugelig; seine innere Beschaffenheit ist derjenigen des weiblichen Kernes kurz vor der Befruchtung ganz ähnlich, indem das Kerngerüst aus einer Anzahl grobperlschnurartiger Fäden besteht.

Der Keimkern beginnt sich nun zu theilen. Im Centrum des Eies bildet er eine Kernspindel, von welcher die Längsachse zu derjenigen des Archegoniums nicht parallel läuft, sondern gegen dieselbe unter einem gewissen Winkel geneigt ist (Fig. 45, Taf. IX). Diese letztere Thatsache scheint nicht bloss zufällig sein zu können, da nicht nur dies stets bei *Cycas* geschieht, sondern sich auch bei *Ginkgo biloba* wiederfindet (23); warum ist noch ganz dunkel. Die von dem Keimkerne gebildete Spindel ist ziemlich breit und besteht aus einer grossen Anzahl nicht nach den Polen convergirenden Fasern. Die Chromosomen sind schwer zu zählen. Weder die Centrosomen noch die radialen Strahlen sind sichtbar. Um die Spindel ist eine Anzahl der mehr oder weniger grossen, gewöhnlich vacuoligen, Granulationen zerstreut, welche durch Säurefuchsin roth gefärbt werden; wahrscheinlich stellen diese die von Reagentien coagulirten Nahrungsstoffmassen dar.

Alsbald folgt eine freie Vermehrung der Zellkerne durch wiederholte Zweitheilung, so dass eine grosse Anzahl freier Zellkerne im Eicytoplasma entsteht. Eine Kernspindel von diesen Kerntheilungen wird in Fig. 46, Taf. IX dargestellt; wie man sieht, ist sie weit schmäler als die Keimkernspindel; die Fasern laufen nach zwei

Polen, ohne allein dort sich zu vereinigen. Die Centrosomen sind ebensowenig sichtbar wie zuvor. Aus jedem Pol strahlen wenige Radien aus; dort erkennen wir eine Anzahl von winzig kleinen Körnchen, allein keine Körperchen, welche als Centrosomen gedeutet werden könnten. Es ist noch hinzuzufügen, dass ich bei diesen Kerntheilungen nur einmal die mehrpolige Kernspindel getroffen habe (Fig. 47, Taf. X); ob sie die Anlage der zweipoligen Spindel darstellt, wie es von Mottier (38) und Osterhout (41) bei der Kerntheilung der Sporenmutterzellen einiger Pflanzen beobachtet wurde, oder nicht, bleibt noch näher zu untersuchen.

Nachdem eine hinreichende Anzahl freier Zellkerne im Ei gebildet ist, beginnt die Beschaffenheit des Cytoplasmas eine Veränderung zu erfahren. Eine Unzahl von Vacuolen tritt auf und es scheint, als ob das Cytoplasma aus ziemlich grobem Maschenwerke bestände. Im Laufe der Entwickelung vergrössern sich diese Vacuolen; oder sie verschmelzen zum Theil zu grösseren. Schliesslich desorganisirt sich fast der ganze centrale Theil des Cytoplasmas; bei diesem Vorgang scheinen die dort befindlichen Zellkerne dasselbe Schicksal zu erfahren; sie zeigen eine abnormale Gestalt und nehmen bedeutend an Färbungsvermögen ab oder sie werden bläschenförmig (Fig. 48, Taf. X). Nach der Desorganisation des centralen Theiles bildet das Cytoplasma einen dünnen Wandbeleg innerhalb des Archegoniums und ist in ziemlich grossen Massen nur im unteren Theile desselben angesammelt. In diesem Wandbeleg ordnen sich die Zellkerne zu einer einfachen Schicht; sie sind, entsprechend der schmalen Gestalt des Wandbelegs, ebenfalls schmal und langgestreckt, und besitzen ein oder mehr vacuolige, relativ grosse Nucleolen. Auf dem Grunde des Archegoniums finden wir eine Anzahl von Zellkernen zerstreut, welche von verschiedener Gestalt und in Beschaffenheit denen im Wandbelege sehr ähnlich sind.

Alsdann beginnen alle diese Zellkerne sich wieder karyokinetisch zu theilen (Fig. 49, Taf. X) und in Folge dessen wird sowohl im Wandbelege als auch im Grunde eine grosse Anzahl freier Zellkerne geschaffen. Nachdem davon eine hinreichende Anzahl gebildet ist, erfolgt die Membranbildung zwischen ihnen. Dazu ist zu bemerken, dass sogar, nachdem die Zellmembranen gebildet worden sind, viele Zellkerne sich noch theilen.

Um diese Zeit erscheint eine massenhafte Ansammlung von groben Körnchen in den Zellen, welche die Beobachtungen derselben

sehr erschwert. Sie wurden durch Flemming's Lösung stark geschwärzt und unlöslich gemacht; und durch nachherige successive Wirkung von H_2O_2 und Aether fast gänzlich aufgelöst. Vielleicht sind sie mit den Fettkörpern identisch, welche von Strasburger (54, p. 196) und Swingle (63, p. 310) bei den Sphacelariaceen entdeckt wurden und als Nahrungsmittel der Zellen zu betrachten sind (Fig. 55, Taf. X).

Nachdem der grösste Theil des Eicytoplasmas verbraucht worden ist, finden wir häufig kleine Cytoplasmaballen hier und da in der Höhle des Archegoniums zerstreut. Es ist ohne Weiteres aus meinen Abbildungen (Fig. 49, Taf. X) klar, dass diese Ballen nichts als Reste des desorganisirten Cytoplasmas sind, von welchen auch bald die Desorganisation zu erwarten ist. Auch finden wir in dem oberen Theil der Archegoniumhöhle rundliche Massen, welche sich durch Osmiumsäure schmutzig schwarz färben; sie stellen höcht wahrscheinlich Excretionsproducte dar, da sie stets unverändert bleiben, wo kein Wachsthum mehr stattfindet (Fig. 50, Taf. X). Treub beschreibt ein bis vier kugelige Körper, sog. „boules“, welche äusserlich den Zellkernen sehr ähnlich sind. „Je ne connais“, sagt er, „ni la nature ni le rôle de ces boules ....“ (65, Pl. I, Fig. 9, 10). Seiner Abbildung nach sind diese „boules“ im Eicytoplasma ganz eingebettet und sind daher möglicher Weise von den oben erwähnten Massen verschieden. Im Ei habe ich öfters ebenfalls solche Ballen gefunden, welche Treub's „boules“ zu entsprechen scheinen; sie sind gewöhnlich vacuolig, färben sich roth mit Säurefuchsin und sind wahrscheinlich als durch Reagentien coagulirte Nährstoffe zu betrachten (Fig. 51, Taf. X); allein ich konnte sie nur vor der Befruchtung, nicht nach ihr beobachten.

Bezüglich der weiteren Entwickelung der Archegonien kann ich nur Treub's Untersuchungen bestätigen und habe ich dazu nichts von Bedeutung hinzuzufügen.

Zur Zeit, wenn eine Anzahl freier Zellkerne im Ei gebildet wird, beginnen einige derselben im oberen Theil des Archegoniums und nahe den Halszellen amitotisch sich zu theilen. Der Modus der Theilung ist höchst eigenthümlich und die in diesem Process begriffenen Kerne zeigen eine in der That sehr merkwürdige Gestalt. Einige derselben sind in Fig. 52 und 53, Taf. X dargestellt. Bei den in Fig. 52 *a* und *e* dargestellten Kernen erscheint zuerst eine schmale Verlängerung, welche dann sich von dem Mutterkerne trennt und ein selbstständiger Kern wird. In *d* verlängert sich der

ganze Körper des Kernes, welcher dann wahrscheinlich in zwei Theile zerfällt. Häufig werden zugleich drei Kerne aus einem geschaffen. In *c* und *f* tritt der mit x bezeichnete Theil aus dem Mutterkerne hervor, wie bei der Sprossung der Hefe; der Theil z stellt wahrscheinlich den nun gerade in solcher Weise von dem Mutterkerne getrennten Kern dar. In Fig. 53, Taf. X beobachtet man um einen grossen Kern eine Anzahl von kleinen, welche aus dem grossen hervorgegangen sind, vielleicht durch Sprossung, wie bei der von Dixon beobachteten Kerntheilung in dem oberen Theil eines unbefruchteten Embryosackes von *Lilium longiflorum* (9). Ich bin noch in Zweifel, ob die oben beschriebene Kerntheilung als ein im Laufe der Entwickelung des Embryos normal vor sich gehender Vorgang oder ob sie als ein abnormaler gedeutet werden soll; allein sie kommt zu häufig vor, um als eine abnormale oder pathologische Erscheinung aufgefasst zu werden.

Sehr selten ist die amitotische Kerntheilung im Archegonium nicht allein auf den oberen Theil desselben beschränkt; sie erstreckt sich auch auf die tiefer gelegenen Schichten. Dabei gehen ebenfalls zwei oder drei Kerne aus einem Mutterkerne hervor, allein die Theilungsmodi der Kerne sind von den oben beschriebenen etwas verschieden (Fig. 54, Taf. X). Dies ist höchst wahrscheinlich als ein abnormaler Vorgang zu deuten, obschon auch das Schicksal dieser Kerne von mir noch nicht festgestellt werden konnte.

Uebersicht der Resultate.

1. Alle Vorgänge der Endospermbildung bis zur Ausfüllung des Embryosackes stimmen im Ganzen mit den bei anderen Gymnospermen beobachteten überein.

2. Bei der Entwickelung der Archegonien können wir drei Perioden unterscheiden:

a) Während der ersten oder Keimperiode kommen die Archegoniumanlagen zum Vorschein und aus denselben werden die Archegonien gebildet. Der Bildungsmodus stimmt im Ganzen mit dem bei den Coniferen überein.

b) Während der zweiten oder Wachsthumsperiode nimmt das Archegonium allmählich an Volumen zu; das Material für das Wachsthum wird von einem halbflüssigen Proteïnstoff geliefert, welcher innerhalb des Zellkernes sowohl der Centralzelle als auch

der Wandungszellen gebildet wird. Der im Zellkerne der Wandungszellen gebildete Stoff wandert nach der Centralzelle auf den Plasmabrücken zwischen den beiden Gebilden.

c) Während der dritten oder Reifungsperiode wird die Centralzelle zur Befruchtung befähigt. Dies wird durch die Kanalzellbildung ermöglicht, welche ganz kurz vor der Befruchtung erfolgt und eine untere Eizelle und eine obere, schliesslich absterbende Kanalzelle giebt. Die Kerntheilung bei diesem Vorgang gehört wahrscheinlich zu dem heterotypischen Typus.

3. Das Pollenkorn besteht aus zwei kleinen Prothalliumzellen und einer grossen Embryonalzelle.

4. Kurz nach der Bestäubung producirt der Pollen einen Schlauch; sein wachsendes Ende dringt in das Nucellargewebe ein und der Embryonalzellkern wandert nach diesem Ende aus, während die zwei Prothalliumzellen am früheren Orte bleiben.

5. Der Kern der inneren Prothalliumzelle zerfällt zu einem Körper- und Stielzellkern, worauf der letztere alsbald durch den stärker wachsenden Körperzellkern aus der Mutterzelle verdrängt wird.

6. Im nächsten Stadium erscheinen in der Körperzelle zwei Centrosomen, welche zuletzt sich um den Zellkern drehen und sich in eine zu der Längsachse des Schlauches senkrechte Richtung einstellen. Die Centrosomen, vom Moment ihres Erscheinens an, wachsen immer mehr aus, bis sie eine auffallende Grösse von 10—15 μ erlangen.

7. Der Embryonalzellkern bewegt sich allmählich nach der Körperzelle hin, so dass kurz vor der Spermatozoidenbildung sowohl die äussere Prothalliumzelle als auch die Körperzelle, ferner der Embryonalzellkern und der Stielzellkern an dem mit der Exine abschliessenden Ende des Pollenschlauches zusammenkommen.

8. Kurz vor der Befruchtung theilt sich der Kern der Körperzelle, welche nun als spermatogene Zelle zu bezeichnen ist, in zwei Tochterkerne. Ein schwach färbbarer Cytoplasmastreif markirt Anfangs die Grenze der zwei Tochterzellen oder Spermatiden, allein es bilden sich zuletzt zwei halbkugelige selbstständige Spermatiden.

9. Das Centrosom jeder Spermatide wandelt sich zu einem Häufchen von Granula um, welche dann zu einem schmalen Bande sich anordnen.

10. Der Zellkern erzeugt einen schnabelförmigen Fortsatz, mittelst dessen er in innige Verbindung mit diesem Band kommt.

11. Das Band dehnt sich dann unter der Oberfläche der Spermatide und steigt fünfmal nach rechts spiralig gewunden auf.

12. Unter der Mitwirkung des Zellkerns sprossen die Cilien aus diesem Bande, welche anfänglich in dem Cytoplasma liegen, aber alsbald durch dasselbe hindurchgehen, um nach der äusseren Fläche der Spermatide zu gelangen. Das Band dient als Befestigungsstelle der Cilien.

13. Nach einiger Zeit verschwindet die Verbindung zwischen dem Zellkerne und dem Centrosombande.

14. Das gereifte Spermatozoid besteht aus einem Zellkerne und einem ihn völlig umhüllenden Cytoplasmamantel. Der letztere besteht aus fast vier schneckenförmig-spiraligen Windungen, welche, von oben gesehen und von der Spitze ausgehend, von rechts nach links verlaufen. Diese Windungen trennen sich nie auseinander und jede wird durch eine spiralige Rinne begrenzt.

15. Bei einem Spermatozoid in gleicher Entwickelungsstufe zeigt sowohl der Zellkern als der Cytoplasmamantel eine ziemlich tiefe, dem Centrosomband parallel verlaufende und daher spiralige Rinne. Die gelappte Contour des Zellkernes und Mantels im Durchschnitt solcher Spermatozoiden ist auf diese Thatsache zurückzuführen.

16. Das vollständig gereifte Spermatozoid besitzt einen Schwanz, welcher aus Cytoplasma besteht.

17. Die Befruchtung geschieht durch das Eindringen eines Spermatozoids in eine Eizelle.

18. Kurz vor dem Eindringen der Spermatozoiden in die Eizelle, oder bald nachher, producirt der Eikern eine kraterförmige Vertiefung, „Empfängnisshöhle“, an seiner Spitze.

19. Sofort nach seinem Eindringen in die Eizelle schlüpft das Spermatozoid aus seinem Cytoplasmamantel, welcher sich bald innerhalb der Eizelle desorganisirt, während gleichzeitig der Spermakern nach dem Eikerne sich hinbewegt.

20. Der Spermakern vereinigt sich mit dem Eikerne an der Empfängnisshöhle und dringt in den Eikern immer tiefer hinein, um dort aufgelöst zu werden. Diese Copulation stellt vielleicht einen besonderen, bisher unbekannten Typus des Befruchtungsmodus dar.



21. Der Keimkern entwickelt sich zu einer in Bezug auf die Archegoniumachse schief gestellten Kernspindel.

22. Dann folgt eine freie Vermehrung der Zellkerne durch wiederholte Zweitheilung und in dieser Weise entsteht eine Anzahl freier Zellkerne.

23. Eine Anzahl von Vacuolen kommt dann in der Eizelle zum Vorschein. Der ganze centrale Theil des Eicytoplasmas desorganisirt sich, so dass schliesslich das Cytoplasma nur bis zu einem dünnen Wandbeleg und zu einer mehr oder minder grossen Masse im Grunde des Archegoniums reducirt wird.

24. Die Zellkerne im Wandbeleg und im Grunde des Archegoniums theilen sich wieder karyokinetisch. Nachdem eine hinreichende Anzahl freier Zellkerne gebildet ist, erfolgt die Zellmembranbildung zwischen ihnen.

25. Die verschiedenen oben beschriebenen Vorgänge erfolgen in Japan annähernd in folgenden Jahreszeiten:

Juni—Juli. Die Bestäubung.

Juli. Der Pollen producirt einen Schlauch. Der letztere wächst aus und dringt in das Nucellargewebe hinein. — Die Archegoniumanlagen kommen zum Vorschein; die Archegonien werden gebildet und beginnen auszuwachsen.

August. Der Kern der inneren Prothalliumzelle zerfällt zu einem Körper- und einem Stielzellkern. Die Centrosomen erscheinen neben dem Körperzellkerne; dann verändern sie ihre Lage. — Die Eizelle und das Archegonium setzten ihr Wachsthum fort.

September. Der Embryonalzellkern bewegt sich gegen die Körperzelle hin. — Die Archegonien und die Eizelle wachsen immer mehr aus.

September — October. Die Spermatozoiden werden im Pollenschlauch gebildet. — Die Kanalzellbildung findet statt. Die Befruchtung wird vollzogen.

October. Die partielle Desorganisation des Cytoplasmas in der Eizelle geht vor sich.

November. Der Embryo und der Embryoträger werden gebildet.

26. Bezüglich der Uebereinstimmung der Cycadeen mit *Ginkgo biloba* giebt Warming die folgenden Charaktere an (65, p. 8):

a) Die Zahl der Halszellen (zwei).

b) Die Bildung einer Pollenkammer.

c) Die Aehnlichkeit des Samens mit einer Steinfrucht.

d) Die Embryobildung, welche nach der Trennung des Samens aus der Mutterpflanze erfolgt[1]).

e) Die so häufige Vereinigung der Kotyledonen.

f) Die hypogäen Kotyledonen.

g) Der Mangel des Mittelnervs der Blätter.

h) Die dichotome Verzweigung der lateralen Nerven ohne Anastomosen.

i) Die grosse Uebereinstimmung der Cycadeenfiedern mit den Blättern der fossilen Repräsentanten von *Ginkgo* (*Bariera, Czekenowskia* etc.).

Dazu kann ich jetzt noch die folgenden hinzufügen:

k) Das eigenthümliche Verhalten des Pollenschlauches.

l) Die Bildung der Spermatozoiden im Pollenschlauch.

m) Die abnormale Bildung der Samenanlagen an den Blättern von *Ginkgo*, welche an die Bildung derselben an den Fruchtblättern von *Cycas* erinnert (13).

Botanisches Institut
an der Agrikultur-Abtheilung der Universität Tokio.

Literatur-Verzeichniss.

1. Wl. Belajeff, Zur Lehre von dem Pollenschlauche der Gymnospermen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., IX, 1891.
2. — —, Desgleichen (zweite Mittheilung). Ebenda, IX, 1893.
3. — —, Ueber Bau und Entwickelung der Spermatozoiden der Pflanzen. Flora, LXXIX, 1894.
4. — —, Ueber den Nebenkern bei den spermatogenen Zellen und die Spermatogenese bei den Farnkräutern. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., XV, 1897.
5. — —, Ueber die Spermatogenese bei den Schachtelhalmen. Ebenda.
6. — —, Ueber die Aehnlichkeit einiger Erscheinungen in der Spermatogenese bei Thieren und Pflanzen. Ebenda.
7. Th. Boveri, Die Befruchtung und Theilung des Eies von *Ascaris megalocephala*. Zellen-Studien, 2, 1888.
8. H. H. Dixon, Fertilization of *Pinus sylvestris*. Ann. of Bot., VIII, 1894.
9. — —, On the Chromosomes of *Lilium longiflorum*. Proc. R. Irish Acad., Ser. III, 3.

---

1) Viele europäische Botaniker haben behauptet (z. B. 11, p. 20; 62, p. 524), dass bei *Ginkgo* die Befruchtung erst erfolgt, nachdem die Frucht vom Baume abgeworfen ist; aber Hirase (21) hat vor einigen Jahren bewiesen, dass in Japan die Befruchtung stattfindet, wenn noch die Frucht am Baume sich befindet. Auch bei *Cycas* erfolgt wie bei *Ginkgo* die Befruchtung in der noch am Baume hängenden Frucht.

10. A. Dodel, Beiträge zur Kenntniss der Befruchtungs-Erscheinungen bei *Iris sibirica*. Zürich 1891.

11. A. Engler, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Theil V (Nachträge etc.), 1897.

12. J. B. Farmer and T. L. Williams, On the Fertilisation and the Segmentation of the Spore in *Fucus*. Ann. of Bot., X, 1896.

13. K. Fujii, On the different Views hitherto proposed regarding the Morphology of the Flowers of *Ginkgo biloba* L. Bot. Magaz., Tokio, X, 1896.

14. J. Goroschankin, Zur Kenntniss der Corpuscula bei den Gymnospermen. Botan. Zeitung, LXI, 1883.

15. L. Guignard, Observations sur le Pollen des Cycadées. Journ. de Bot., III, 1889.

16. — —, Nouvelles études sur la fécondation. Ann. sc. nat. Bot., VII, 14.

17. — —, Les centrosomes chez les Végétaux. Compt. rend. des séances de l'Acad. des sciences de Paris, CXXV, 1897.

18. G. Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena 1887.

19. R. A. Harper, Kerntheilung und freie Zelltheilung im Ascus. Jahrb. f. wiss. Botanik; XXX, 1897.

20. F. Hermann, Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese. Arch. f. mikrosk. Anat., L, 1898.

21. O. Hertwig, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Ebenda, XXXVI, 1890.

22. S. Hirase, Befruchtungsperiode von *Ginkgo biloba*. Bot. Magaz., Tokio, VIII, 1894. Japanisch.

23. — —, Études sur la fécondation et l'embryogénie du *Ginkgo biloba*. Journ. Coll. Sc., Imp. Univ., Tokio, XIII, 1895.

24. — —, Ueber die Spermatozoiden von *Ginkgo biloba*. Bot. Magaz., Tokio, X, 1896. Japanisch. — Untersuchungen über das Verhalten des Pollens von *Ginkgo biloba*. Botan. Centralbl., LXIX, 1897.

25. — —, Études sur la fécondation et l'embryogénie du *Ginkgo biloba*. Second mémoire. (Manuscript.)

26. W. Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. Leipzig 1851.

27. P. Jaccard, Recherches embryologiques sur l'*Ephedra helvetica*. Lausanne 1894.

28. S. Ikeno, Vorläufige Mittheilung über die Kanalzellbildung bei *Cycas revoluta*. Botan. Centralbl., LXVII, 1896. — Note préliminaire sur la formation de la cellule de canal chez le *Cycas revoluta*. Bot. Magaz., Tokio, X, 1896.

29. — —, Das Spermatozoid von *Cycas revoluta*. Bot. Magaz., Tokio, X, 1896. Japanisch. — Vorläufige Mittheilung über die Spermatozoiden bei *Cycas revoluta*. Botan. Centralbl., LXIX, 1897.

30. — —, Zur Kenntniss des sog. „centrosomähnlichen" Körpers im Pollenschlauch der Cycadeen. Flora, LXXXV, 1898.

31. — — and S. Hirase, Spermatozoids in Gymnosperms. Ann. of Bot., XLII, 1897.

32. L. Jurányi, Ueber den Bau und die Entwickelung des Pollens bei *Ceratozamia longifolia*. Jahrb. f. wiss. Botanik, VIII, 1872.

33. — —, Ueber den Pollen der Gymnospermen. 1882.

34. — —, Beobachtungen über die Kerntheilung. 1882.

35. L. Jurányi, Beiträge zur Kenntniss der Pollen-Entwickelung der Cycadeen und Coniferen. Botan. Zeitung, XL, 1882.

36. — —, Sitzungsber. d. k. naturw. Gesellsch. z. Budapest. Fachconferenz f. Bot. am 8. Nov. 1893. Botan. Centralbl., LVII, 1894, p. 232.

37. W. H. Lang, Studies in the Development and Morphology of Cycadean Sporangia: I. The Microsporangia of *Stangeria paradoxa*. Ann. of Bot., XI, 1897.

38. D. M. Mottier, Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXX, 1897.

39. K. W. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, 1884.

40. F. Oltmanns, Ueber die Entwickelung der Sexualorgane bei *Vaucheria*. Flora, LXXX, 1895.

41. W. J. V. Osterhout, Die Entstehung der karyokinetischen Spindel bei *Equisetum*. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXX, 1897.

42. G. Paladino, I ponti intercellulari tra l'uovo ovarico e le cellule follicolari etc. Anat. Anz. 1890.

43. W. Pfeffer, Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. botan. Inst. z. Tübingen, 1884.

44. N. Pringsheim, Ueber die Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsactes. Monatsber. d. k. Akad. d. Wiss., 1885. Gesamm. Abhandl. I, p. 3 f.

45. — —, Neue Beobachtungen über den Befruchtungsact der Gattungen *Achlya* und *Saprolegnia*. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1882. Gesamm. Abhandl. II, p. 169 f.

46. O. v. Rath, Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris*. Arch f. m. Anat., XL, 1892.

47. G. Retzius, Die Intercellularbrücke des Eierstockes und der Follikelzellen. Verhandl. d. Anat. Gesellsch., 1889.

48. F. Rosen, Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen I. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, V, 3, 1892.

49. E. Sargant, The Formation of the Sexual Nuclei in *Lilium Martagon*. II. Spermatogenesis. Ann. of Bot., 1897.

50. Fr. Schmitz, Untersuchungen über die Structur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. niederr. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn, 1880.

51. Mlle. C. Sokolowa, Naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques Gymnospermes. Moscou 1880.

52. E. Strasburger, Ueber die Befruchtung der Coniferen. Jena 1869.

53. — —, Ueber Zellbildung und Zelltheilung, 1. Aufl. Jena 1876. Citirt in Warming, Bidrag til Cycadeernes Naturhistorie, p. 82.

54. — —, Desgleichen, 3. Aufl. Jena 1880.

55. — —, Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Jena 1878.

56. — —, Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882.

57. — —, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen. Jena 1884.

58. — —, Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreich. Histol. Beitr., 1. Jena 1888.

59. — —, Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. Ebenda, 4, 1892.



60. E. Strasburger, Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Ebenda.
61. — —, Kerntheilung und Befruchtung bei *Fucus*. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXX, 1897.
62. — —, Das botanische Practicum, 3. Aufl. Jena 1897.
63. W. T. Swingle, Zur Kenntniss der Kern- und Zelltheilung bei den Sphacelariaceen. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXX, 1897.
64. M. Treub, Recherches sur les Cycadées, 1, 2. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, II, 1881.
65. — —, Desgleichen, 3. Ebenda, IV, 1884.
66. E. Warming, Recherches et remarques sur les Cycadées. — Undersøgelser og Betragninger over Cycadeerne. Oversigter over d. K. D. Vidensk. Selsk. Forh. 1877.
67. — —, Contributions à l'histoire naturelle des Cycadées. — Bidrag til Cycadeernes Naturhistorie. Ebenda 1879.
68. H. J. Webber, Peculiar Structures occurring in the Pollen-tube of *Zamia*. Bot. Gaz., XXXIII, 1897.
69. — —, The Development of the Antherozoids of *Zamia*. Ebenda, XXIV, 1897.
70. — —, Notes on the Fecundation of *Zamia* and the Pollen Tube Apparatus of *Ginkgo*. Ebenda.
71. A. Weismann, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.
72. E. B. Wilson, Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Sea-Urchin Egg. Journ. of Morph., XI, 2, 1895.
73. — —, The Cell. New-York 1896.
74. A. Zimmermann, Ueber das tinctionelle Verhalten der Zellkernkrystalloide Zeitschrift f. wiss. Mikrosk., X, 1893.

Figuren-Erklärung.

Tafel VIII.

Fig. 1. Ein Theil des jungen Endosperms. *ara* = Archegoniumanlage $\frac{300}{1}$.

Fig. 2. Ein sehr junges Archegonium. *hz* = Halszelle $\frac{300}{1}$.

Fig. 3. Der obere Theil eines viel älteren Archegoniums. Vacuolen $\frac{300}{1}$.

Fig. 4. Der obere Theil eines älteren Archegoniums. Zellkern condensirt mit ausfliessenden Proteïnstoff-Granulationen $\frac{300}{1}$.

Fig. 5. Zwei Wandungszellen, bei der oberen eine Granulation aussen dem Zellkerne. *cm* = Cellulosemembran; *p* = Plasmabrücke; *ar* = Archegonium. Zeiss' Apochromat $\frac{2\ mm}{1{,}30}$ + Comp.-Oc. 4.

Fig. 6. Eine Wandungszelle, wo der Zellkern einen nach dem nächsten Plasmafaden gerichteten Schnabel gebildet hat. Eine Granulation in dem Plasmafaden. *cm* = Cellulosemembran; *ar* = Archegonium. Vergr. wie oben.

Fig. 7. Wandungszellen mit condensirten Zellkernen. *a* = acht solche Zellen $\frac{300}{1}$. *b* = zwei solche Zellen, Vergr. wie in Fig. 5. *cm* = Cellulosemembran; *ar* = Archegonium.

Fig. 8—10. Karyokinese bei der Kanalzellbildung. In Fig. 8 Chromosomen sichtbar und Kernmembran schon verschwindend, aber der Umriss des Mutterkernes noch erkennbar; jedes Chromosom besteht wahrscheinlich aus den um sich umgebogenen und umeinander gedrehten Tochtersegmenten; bei einem in Fig. 9 sehen wir vier Enden eines Segmentpaares. In Fig. 10 Kernspindel. Fig. 9 u. 10 vergr. wie in Fig. 5.

Fig. 11. Kerntheilung vollzogen und zwei Tochterkerne von einander entfernt. *ck* = Kanalzellkern; *ek* = Eikern $\frac{300}{1}$.

Fig. 12. Kanalzelle (*cz*) desorganisirt; *hz* = desorg. Halszellen; *cm* = Cellulosemembran; *ek* = Eikern; *o* = Eizelle $\frac{300}{1}$.

Fig. 13. Gereiftes Pollenkorn. p_1 = äussere, p_2 = innere Prothalliumzelle; *ez* = Embryonalzelle. Zeiss' Apochromat $\frac{2\text{ mm}}{1{,}30}$ + Oc. 4.

Fig. 14 a u. b. *a* = ein Pollenschlauch, grösstentheils im Nucellargewebe verborgen $\frac{300}{1}$. *b* = der ausserhalb des Nucellargewebes befindliche Theil desselben stärker vergr.; vergr. wie in Fig. 13. *sp* = Exine; *ezk* = Embryonalzellkern; p_1 = äussere, p_2 = innere Prothalliumzelle.

Fig. 15—18. Successive Stadien des Pollenschlauchwachsthums. Vergr. wie in Fig. 13. p_1, p_2 wie oben; *kz* = Körperzelle; *st* = Stielzellkern; *c* = Centrosom; *r* = Reste der Bildungsmaterialien der Centrosomen; *ck* = cyanophile Körnchen; *e* = Nucleolus.

Fig. 19 a u. b. *a* = nächstes Stadium $\frac{400}{1}$. *b* = Centrosom etc., stärker vergr., Zeiss' Apochromat $\frac{2\text{ mm}}{1{,}30}$ + Oc. 8. *st*, *c*, p_1 wie oben.

Fig 20. Körperzelle im nächsten Stadium. Strahlensonne entwickelt $\frac{400}{1}$.

Fig. 21. Nächstes Stadium $\frac{300}{1}$.

Tafel IX.

Fig. 22 *a* u. *b*. Nächste Stadien. *a* $\frac{300}{1}$. *b* = ein Theil der Körperzelle, stärker vergrössert, Zeiss' Apochromat $\frac{2\text{ mm}}{1{,}30}$ + Oc. 6. p_1, *st*, *kz* wie oben, *hs* = Hautschicht, *km* = Kernmembran.

Fig. 23—25. Successive Stadien der Karyokinese bei der Bildung der zwei Spermatiden. 23—25 *a* $\frac{300}{1}$. 25 *b* Zeiss' Apochromat $\frac{2\text{ mm}}{1{,}30}$ + Oc. 6.

Fig. 26. Zwei Spermatiden gebildet, welche noch verbunden bleiben. Centrosom aus einem Granulahäufchen bestehend $\frac{300}{1}$.

Fig. 27 a—c. *a* = der Schnabelfortsatz des Zellkernes einer Spermatide (links) in Verbindung mit dem granulären Centrosomband (im Profil) $\frac{300}{1}$. *b* = ein Theil stärker vergr.; Strahlen! *c* = Centrosomband im Aufriss. *b* u. *c* Zeiss' Apochromat $\frac{2\text{ mm}}{1{,}30}$ + Oc. 4.

Fig. 28 a u. b. *a* = ein der ebenen Fläche einer Spermatide parallel geführter Schnitt; Centrosomband etwas ausgedehnt $\frac{300}{1}$. *b* = ein Theil stärker vergr.; Cilien schon aus dem Centrosombande entsprossen; vergr. wie in Fig. 27 *b*.

Fig. 29 a u. b. *a* = ein der ebenen Fläche eines Spermatide senkrecht geführter Schnitt; Centrosomband, welches schon eine Windung gemacht hat; *c* = Schnittfläche des Bandes $\frac{300}{1}$. *b* = ein Theil stärker vergr., vergr. wie in Fig. 28 *b*. Cilien ausserhalb der Zelle hervortretend.

Fig. 30. Eine Spermatide, wo das Centrosomband fast drei Windungen gemacht hat. Zellkern wahrscheinlich gerade aus dem Bande losgetrennt $\frac{300}{1}$.

Fig. 31. Eine Spermatide, wo das Centrosomband fünf Windungen gemacht hat. Medianer Schnitt $\frac{300}{1}$.

Fig. 32. Ein beinahe gereiftes Spermatozoid im medianen Schnitt. Zellkern und Cytoplasmamantel an einer Seite gelappt $\frac{300}{1}$.

Fig. 33 a u. b. Ebenso. Optischer Schnitt $\frac{140}{1}$. *a* = von oben gesehen; *b* = etwas schräg gesehen. *cb* = Centrosomband; *n* = Zellkern. Cilien wegen der schwachen Vergrösserung unsichtbar.

Fig. 34. Ein Spermatozoid, gerade in die Eizelle eingedrungen. *spn* = Spermakern; *sc* = Schwanz; *o* = Eizelle $\frac{140}{1}$. Sein die spiraligen Windungen enthaltender Theil liegt an einem der folgenden Serienschnitte.

Fig. 35. Der obere Theil einer befruchteten Eizelle. *cpm* = Cytoplasmamantel in Desorganisation $\frac{80}{1}$.

Fig. 36. Ebenda. *spm'* = Spermatozoid in Desorganisation $\frac{50}{1}$.

Fig. 37 a u. b. *a* = Eikern mit der Empfängnisshöhle $\frac{50}{1}$; *b* = Schema eines verticalen Durchschnittes dieser Höhle; *h* = Höhle.

Fig. 38—42. Successive Stadien der Kernverschmelzung. 38—41 *a*, 42 *a* $\frac{80}{1}$; *tr* = trophoplasmatische Substanz; *ms* = männliche Substanz; *n* = in Auflösung begriffene Spermakerne. 41 *b* = ein Theil der Fig. 41 *a* stärker vergr. $\frac{350}{1}$; *n'*, *n"* aus dem Spermakerne gerissene Kernstücke. 42 *b* = ein Theil der Fig. 42 *a* stärker vergr. $\frac{400}{1}$. *ms*, *n* wie in Fig. 42 *a*.

Fig. 43. Zwei aus einem Spermakern herrührende Theile (*x*, *z*) fast gänzlich aufgelöst $\frac{80}{1}$.

Fig. 44. Spermakern in Zerschnürung begriffen.

Fig. 45. Karyokinetische Spindel des Keimkerns. Zeiss' Apochromat $\frac{2\ mm}{1,30}$ + Ocular 4.

Fig. 46. Kerntheilungsfigur bei einer der folgenden successiven Kerntheilungen. Vergr. wie oben.

Tafel X.

Fig. 47. Mehrpolige Kernspindel. Vergr. wie oben.

Fig. 48. Cytoplasma und Zellkerne in Desorganisation begriffen $\frac{300}{1}$.

Fig. 49. Unterer Theil einer Eizelle, wobei das Protoplasma grösstentheils aufgelöst ist. Kerntheilungen. Ballen des desorganisirten Protoplasmas zerstreut $\frac{300}{1}$.

Fig. 50. Oberer Theil eines Archegoniums. Schmutzig färbbare Substanzmasse. *hls* = desorg. Halszellen $\frac{80}{1}$.

Fig. 51. Ballen im oberen Theil des Archegoniums $\frac{300}{1}$.

Fig. 52. Amitotische Kerntheilungen im oberen Theil des Archegoniums. Vergr. wie in Fig. 45.

Fig. 53. Dasselbe $\frac{400}{1}$.

Fig 54. Amitotische Kerntheilungen im ganzen Theil des Archegoniums $\frac{300}{1}$.

Fig. 55. Eine Zelle der Embryoanlage. Fettkörper! Vergr. wie in Fig. 45.

Ueber das Eindringen von Pilzen in Kalkgesteine und Knochen.

Von

K. Lind.

Mit 3 Holzschnitten.

Einleitung.

Eine ganze Reihe pflanzlicher Organismen, wie Flechten, Algen, Pilze und Bakterien, haben bekanntlich die Fähigkeit, sowohl in das harte Kalkgestein als auch in kalkhaltige organische Hartgebilde einzudringen.

Die weitverbreitete cariöse Erkrankung unserer Zähne ist das Zerstörungswerk winziger Bakterien, unter deren Mitwirkung die an den Zahnflächen haftenden Speisetheilchen, besonders Kohlehydrate, zunächst Gährungen eingehen. Hierbei entstehen Säuren, vornehmlich Milchsäure, die eine Lösung resp. Lockerung der äusseren sehr harten Schmelzschicht oder der etwa freiliegenden Oberfläche der Zahnwurzel bewirken. Dadurch wird es den kleinen Organismen ermöglicht, zwischen den aufgelockerten Substanzen in den Zahn einzudringen, die Entkalkung fortzusetzen und schliesslich auch die organische Substanz durch Peptonisiren zum Lösen zu bringen. Sind die Bakterien einmal bis zum Dentin gelangt, so ist ihnen der Weg zum weiteren Vordringen ins Innere des Zahnes durch die Zahnbeinkanälchen geebnet, und der ganze Zerstörungsprocess verläuft bedeutend rascher. An Dünnschliffen von zum Theil cariös erkranktem Zahnbein findet man in den Kanälchen der inneren scheinbar noch gesunden Schicht, gewissermassen als Vorläufer, nur vereinzelt Bakterien, weiter nach den erkrankten Schichten zu liegen sie dichter zusammen, bis sie in dem vollständig erweichten Zahnbein in grossen Massen auftreten und eine Erweiterung der Zahnbeinkanälchen bis zum Drei- und Vierfachen ihres

normalen Lumens verursachen. Schliesslich tritt eine Verschmelzung der einzelnen Kanälchen ein, und es entsteht ein grosser Defect im Zahnbein. Der Schmelz wird dabei oft vollständig unterminirt, und nur ein enger Spalt in demselben führt zu der cariösen Höhle.

Etwas anders gestaltet sich der Vorgang beim Eindringen von Flechten in Kalkgesteine. Hier geht nicht eine allgemeine Lockerung des Gesteins voraus, sondern jede Pilzhyphe gräbt sich gewissermassen in dem Kalke einen röhrenartigen Gang, den sie vollständig ausfüllt, und an dessen Wände sie sich dicht anschmiegt. Die einzelnen Pilzfäden durchsetzen auf diese Weise nach allen Richtungen das Gestein, so dass ein vollständiges Röhrengeflecht entsteht, unterbrochen von erweiterten Hohlräumen, in denen die von dem Hyphengewebe der Pilze dicht umsponnenen Algen liegen.

Aehnliche Veränderungen, hervorgerufen durch Faden- und Sprosspilze, hat man in Kalk- und Hornskeletten niederer Seethiere, in fossilen Knochen und selbst in dem harten Zahnbein beobachtet.

Alle diese Erscheinungen boten für mich als Zahnarzt besonderes Interesse, und ich habe es mir in der folgenden Arbeit zur Aufgabe gemacht, vor Allem die Ursache des Eindringens in Kalksteine und Knochen aufzuklären, sowie die einzelnen Momente, die hierbei besonders in Betracht kommen, genauer zu präcisiren. Bevor ich indessen auf die Behandlung des Themas näher eingehe, sei es mir gestattet, die schon vorhandene Literatur und die bis jetzt bestandenen Anschauungen in ihren wichtigsten Punkten kurz anzuführen.

Literatur.

Der heutige Stand der Wissenschaft über das Eindringen der Bakterien in kalkhaltige Hartgebilde beschränkt sich lediglich auf die Beobachtung, welche man an cariösen Zähnen gemacht hat. Es liegt nicht in meiner Aufgabe, hier auf die zahlreichen Theorien einzugehen, die über diese Zahnkrankheit zu verschiedenen Zeiten gegolten haben, sondern ich will nur die Literatur hierüber soweit kurz anführen, als pflanzliche Mikroorganismen für die Caries der Zähne verantwortlich gemacht worden sind.

Ficinus[1]) ist der Erste, der seine „*Denticolae*, kleine rund-

1) Ueber das Ausfallen der Zähne. Walter's und Ammon's Journal f. Chirurgie etc., 1847, Bd. VI, Heft 1.

liche und längliche Körperchen, die sich in lebhaft kreiselnder Bewegung herumtreiben", beschuldigt, die Zahncaries zu verursachen. Diese wuchern nach seiner Ansicht im Schmelzoberhäutchen, greifen dann den Schmelz an, indem sie die Verbindung der Schmelzprismen lösen und gelangen so an das Zahnbein, das sie schliesslich zum Faulen bringen.

Leber und Rottenstein[1]) glauben, dass ein bestimmtes Bacterium, „*Leptothrix buccalis*", die Schuld an der Zahncaries trage, das nach oberflächlicher Entkalkung des Zahnbeins die Zahnbeinkanälchen erweitere und den Säuren das Eindringen in die Tiefe ermögliche.

Miller und Unterwood[2]) sind der Ansicht, dass die in den Zahnbeinkanälchen befindlichen Mikroorganismen die Säuren selbst bilden, die den Kalk der Zähne lösen und die organischen Massen verfärben und dass keine Säureeinwirkung von aussen statthabe.

Ad. Weil[3]) hält es für wahrscheinlich, dass die Pilze sich direct durch das Schmelzoberhäutchen hindurchbohren, die Schmelzprismen auseinander drängen und vollständig zerklüften, so dass sie dann leicht zum Zahnbein vordringen können, den Kalk demselben entziehen und die Zahnbeinkanälchen erweitern.

Demgegenüber behauptet Miller[4]) — und seine Ansicht gilt heute unter den Zahnärzten als maassgebende, — dass der ganze Process der Caries ein chemisch-parasitärer sei, dass aber zuerst durch Einwirkung von Gährungssäuren der Kalk gelockert resp. gelöst würde, und dann erst die Bakterien in die erweichte Substanz eindrängen, um sie vollständig aufzulösen.

Was die Literatur über das Eindringen von Fadenpilzen in Kalk angeht, so finden sich schon sehr früh kurze Angaben hierüber. Besonders bei Untersuchung von Kalkskeletten verschiedener niederer Meeresbewohner waren den einzelnen Forschern eigenthümliche Kanäle aufgefallen, in denen die einen charakteristische Merkmale für den Bau dieser Schalen zu sehen glaubten, während andere überhaupt keine Erklärungen dafür fanden.

---

1) Ueber die Caries der Zähne. Berlin 1867.

2) Transact. internat. med. Congr. 1881.

3) Die Pilze der Zahnkrankheiten aus: „Zur Aetiologie der Infectionskrankheiten". Vorträge gehalten im ärztlichen Verein zu München, 1881.

4) Die Mikroorganismen der Mundhöhle. Leipzig 1892.

Carpeuter[1]) und Queckett[2]) sind die ersten, die diese Kanäle genauer beschrieben haben; sie glaubten dieselben mit der Ernährung der Thiere in Zusammenhang bringen zu können.

C. Th. von Siebold[3]), der die Kanälchen bei einigen Bivalven erwähnt, vergleicht sie mit den Zahnkanälchen resp. den Knochenkörperchen, während Leydig[4]) sie mit den Porenkanälchen auf eine Stufe stellt.

Wedl[5]) erkannte zuerst, dass wir es bei diesen eigenthümlichen Bildungen nicht mit einfachen Hohlräumen zu thun haben, sondern dass in denselben pflanzliche Organismen leben, von denen sie vollständig ausgefüllt und wahrscheinlich auch erzeugt werden. Er unterscheidet bei denselben zweierlei Arten, „solche welche in ihrem mehr geradlinigen Verlaufe mit schwach angedeuteten seitlichen Excursionen eine beträchtliche Strecke lang Dichotomirungen zeigen und andere, welche sich in einer kurzen Strecke mehrmals dichotomiren und meist dann auch stärkere wellenförmige Biegungen machen.“

Um sich einen klaren Einblick in den Bau und in die Ausbreitung dieser pflanzlichen Organismen zu verschaffen, entkalkte er zunächst die Schollen und fertigte dann genügend dünne Schnitte an. Die auf diese Weise übersichtlich hervortretenden Kanälchen schildert er folgendermassen: Es sind deren mancherlei und zwar vorerst birn- oder keulenförmige auf einem gemeinschaftlichen Stamme seitlich aufsitzende Zellen, welche wohl auch solitär mit einem längeren oder kürzeren Stiele vorkommen. Derartige Zellen, die ich als gestielte Zellen bezeichnen möchte, mit Jod behandelt, zeigen eine ganz eclatante Amylumreaction. Eine solche lässt sich, auch mit Jodtinctur behandelt, nur an feinen entweder gar nicht oder nur theilweise entkalkten Durchschnitten wahrnehmen. Die gestreckten, rechteckigen Zellen grösseren Kalibers stecken alsdann in einem gemeinschaftlichen cylindrischen Schlauche, reihen sich kettenartig aneinander und enthalten nicht selten in ihrem Innern eine oder zwei Gruppen von Körnern, die jedoch meist in ge-

---

1) Cyclopaedia of anatomy physiology edites bg. R. Todd art. shell., Vol. VI, p. 561.

2) Lectures on histology, Vol. II, p. 276.

3) Lehrb. d. vergleichenden Anatomie d. wirbellosen Thiere, p. 244.

4) Lehrb. d. Histologie, p. 108.

5) Ueber die Bedeutung der in den Schalen von manchen *Acephalen* und *Gasteropoden* vorkommenden Kanäle. Sitzungsber. d. Wiener Akad., Bd. 23, p. 451, 1859.

schrumpftem Zustande sich befinden und statt der grünlichen Färbung meist eine tiefgelbe, braungelbe oder braunröthliche angenommen haben. Die gestreckten Zellen schmalen Kalibers zeigen wie die vorigen einen mehr geradlinigen Verlauf und erreichen einen so kleinen Querschnitt, dass die Querabtheilungen verschwinden. Endlich ist noch einer vierten Reihe von vielfach dichotomirten, wurzelähnlichen Ausläufern zu gedenken, welche einen sehr geschlängelten Verlauf haben und abgerundet endigen. Sämmtliche Zellengebilde nehmen, mit Jodtinctur behandelt, eine auffällig braune Färbung an und leisten Schwefelsäure und Alkalilösung Widerstand. Aus diesem Befunde glaubte Wedl den sicheren Schluss ziehen zu können, dass es sich bei diesem Gebilde nur um mehrzellige Algen handeln könne.

Ueber die Frage, wie diese Algen in die Schalen gelangt sein könnten, lässt er zwei Möglichkeiten gelten. Einmal könnten sie beim Wachsen der Schalen durch die sich vorschiebenden Schichten eingeschlossen worden sein, und ferner könnten sie sich aber auch — und dies hat die grösste Wahrscheinlichkeit für sich — secundär eingebohrt haben. Schliesslich aber giebt er uns darüber, ob diese fadenartigen Pflanzen durch ihre mechanische Kraft oder auf chemischem Wege, durch Abscheidung einer Säure eindringen, keinen Aufschluss.

Fast um dieselbe Zeit veröffentlichte Köllicker[1]) eine sehr ausführliche Beobachtung über denselben Gegenstand. Er weist nicht nur diese Parasiten in den Kalkschalen vieler anderer Seethiere, sondern auch in den Horngerüsten von Spongien und in den Schuppen von Fischen nach. Dagegen vermisst er sie in den Schalen von Süsswassergeschöpfen fast vollständig, konnte aber auch bei Seethieren ihr Vorhandensein nicht immer einwandfrei feststellen.

Auch Köllicker lässt schliesslich darüber, wie diese pflanzlichen Organismen in die Schalen sich einbohren, zwei Möglichkeiten bestehen, indem er schreibt:

„Das Eindringen der Parasiten scheint in einer doppelten Weise zu geschehen, einmal mechanisch und dann auf chemischem Wege. Letzteres ist wohl unzweifelhaft bei allen Kalkskeletten der Fall, und bleibt hier kaum etwas Anderes übrig, als anzunehmen,

1) Ueber das ausgebreitete Vorkommen von pflanzlichen Parasiten in den Hartgebilden niederer Thiere. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 10, p. 215—252, 1860.

dass die Parasiten durch Ausscheidung einer Säure vorweg den kohlensauren Kalk der betreffenden Theile lösen. Ob die Säure Kohlensäure ist, oder eine organische Säure, werden fernere Untersuchungen zu entscheiden haben, immerhin kann jetzt schon bemerkt werden, dass die von Bischoff (Lehrbuch der chemischen Geologie, II, p. 1136) ermittelte Thatsache, dass Austernschalen in kohlensäurehaltigem Wasser viel schwerer löslich sind, als Kreide oder gepulverter Kalkspath, womit auch die Erhaltung der Muschelschalen und der anderen fraglichen Hartgebilde in dem kohlensäurehaltigen Seewasser stimmt, nicht sehr für die erste Annahme spricht. Würden die betreffenden Hartgebilde mehr organische Materie enthalten, als sie, wenigstens die Molluskenschalen und Steincorallen wirklich führen, so könnte man auch daran denken, dass die Pilze erst die organische Substanz zerstören, wobei das Wie freilich auch sehr zweifelhaft bliebe, und den kohlensauren Kalk durch CO_2-Ausscheidung bemeistern.

Mag dem sein, wie ihm wolle, so scheint auf jeden Fall die Auflösung der kalkhaltigen Theile an den letzten wachsenden Enden zu geschehen, indem die Pilzfäden niemals in weiteren Lücken drinstecken, vielmehr immer in ihrem ganzen Verlaufe von den Hartgebilden umgeben sind. Bemerkenswerth ist auch der Umstand, dass schwer einzusehen ist, was aus dem gelösten kohlensauren Kalk wird. Derselbe kann nicht wohl in den Pilzfäden liegen bleiben, auf der anderen Seite ist es aber auch bei der oft sehr bedeutenden Länge derselben schwierig, anzunehmen, dass derselbe durch sie nach aussen abgesetzt werde, und doch liegt hier kaum eine andere Möglichkeit vor, wie denn überhaupt auch die Vorstellung einer ununterbrochenen Wechselwirkung der Pilzfäden mit dem Wasser an den Oberflächen der Schalen nicht zu umgehen ist. Ein mechanisches Eindringen der Pilze findet wohl bei den Spongien statt, da nicht einzusehen ist, in welcher Weise dieselben im Stande sein sollten, diese so resistente Hornsubstanz der fraglichen Gerüste zu lösen. Ein solches mechanisches Eindringen findet sein Analogon in dem Eindringen von Parasiten durch Cellulosemembranen und setzt nichts als eine gewisse Verschiebbarkeit der Moleküle der betreffenden Theile voraus, welche bei feuchten Spongienfäden sicherlich vorhanden ist, wie schon aus ihrem starken Quellungsvermögen hervorgeht."

Diese Ansicht Köllicker's, dass bei dem Eindringen von Pilzen in Cellulosemembranen als in Hornsubstanz nur eine

mechanische Kraft in Betracht kommen könnte, wird durch spätere Arbeit von De Bary[1]) wenigstens für Cellulosemembranen widerlegt. De Bary gelang es nämlich, aus den Hyphen von *Peziza sclerotiorum* ein Ferment zu isoliren, durch das er Cellulose zu lösen im Stande war, woraus mit Sicherheit zu schliessen ist, dass die Parasiten auf chemischem Wege durch Lösen der Cellulose diese Membranen durchbohren.

Ebenso glaubt Zopf[2]), dass es sich bei dem Eindringen der Pilze in Hornsubstanz nur um Absonderung eines Fermentes handeln könne, das das Horn löse.

Es ist ferner von Bedeutung, Veröffentlichungen hier heranzuziehen, die Roux[3]) vor 10 Jahren in seiner Arbeit über das Vorkommen von Pilzen in den fossilen Knochen verschiedener Formationen der Erdrinde gemacht hat. Ganze Wirbel fand er von den Pilzen nach allen Richtungen hin durchsetzt, die meistens ihren Ausgang von den grossen oder kleinen Blutgefässen nahmen und selten dem Verlaufe der Knochenzellen folgten, sondern fast immer an diesen vorbei sich in die festen Knochenmassen eingebohrt hatten. Er stellt sich diesen Vorgang so vor, dass die Hyphen an ihren Enden Säuren absondern, durch die sie den Kalk lösen, um dann in die weiche organische Substanz sich einzufressen und sie als Nährstoff zu benutzen.

Die Frage, ob es sich dabei um Kohlensäure oder eine organische Säure handelt, lässt er unbeantwortet, glaubt aber, dass ausschliesslich die Spitzen der Hyphen Säure absondern, da die Kanäle in ihrem ganzen Verlaufe gleiche Dicke besitzen und die Hyphen den Wänden derselben dicht anliegen.

Eine ähnliche Erscheinung konnte Miller[4]) an einem Stückchen Zahnbein constatiren, das längere Zeit im Wasser gelegen hatte und auch an zwei menschlichen Zähnen, die als Stiftzähne im Munde getragen worden waren. Das Zahnbein war von einem Sprosspilz (*Saccharomyces mycoderma*) durchbohrt, wobei die Pilze nicht durch die Zahnbeinkanälchen eingedrungen waren, wie man vermuthen

---

1) Ueber einige Sklerotien- und Sklerotinienkrankheiten. Botan. Zeitung 1886, p. 417.

2) Schenck, Handb. d. Botanik, 1890, Bd. IV, p. 450.

3) Ueber eine auf Knochen lebende Gruppe von Fadenpilzen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 45, 1886.

4) Einfluss der Mikroorganismen auf die Caries der menschlichen Zähne. Archiv f. experimentelle Pathologie, Bd. XVI, 1892.

könnte, sondern unabhängig von denselben das Zahnbein nach verschiedenen Richtungen hin durchsetzt hatten. Miller giebt ebenfalls der Vermuthung Ausdruck, dass der betreffende Pilz an seiner Spitze eine Säure erzeuge, kraft deren er sich in das härteste Zahngewebe hineinbohrt oder frisst.

Ganz genau dasselbe Vorkommniss hat C. S. Tommes[1]) an Schliffen von einem Zahne, den er auf einem Kirchhof gefunden, wahrgenommen. Dieselben Veränderungen, wie in den organischen Kalkgebilden die Pilze, vermögen Kalkflechten in Kalkstein hervorzurufen.

Ueber das Eindringen derselben in das harte Gestein ist lange discutirt, und viele oft wunderliche Hypothesen sind aufgestellt worden je nach Technik und dem wissenschaftlichen Standpunkt.

So war Wallroth[2]) der Ansicht, dass die ganze steinartige Masse, in denen die „Grübchen“ liegen, ein Product der Flechten selbst sei und nur das Aussehen des Marmors habe. Er nennt diesen Vorgang den „Process der Vermarmorung der Morphosis der zusammengelötheten Kugelzellen zur gypsartigen Härte“. (!) Dass die Flechten von aussen in den Kalk eingedrungen sein könnten, erscheint ihm geradezu unmöglich. Ironisch weist er die Ansicht eines Chemikers zurück, der das Einbohren der Pilze in das Gestein durch eine Säureabsonderung, somit durch Lösen des Kalkes zu erklären suchte.

Er schreibt: „Ein sich schlau genug dünkender Scheidekünstler aus Tripode glaubte durch Beisteuer der nur leider! heutzutage oft folternd angewandten Chemie eine Erklärung jener Eingrabung in einer mündlichen Mittheilung abzugeben, dass sie im Kalkgestein durch eine eigene, im Trichtergehäuse befindliche Säure bewirkt werde“.

Wallroth fasst nun die ganze Masse, in denen man die „Grübchen“ sieht, als ein wirklich lichenisches und scheinbar zu Marmor umgewandeltes Product auf und glaubte hierin eine in der Vegetationskraft begründete Annäherung des organischen Reiches zum anorganischen annehmen zu dürfen.

Näher kommt schon Zuckal dem wirklichen Vorgang, wie die Flechten in das Gestein gelangen könnten, doch auch er schreibt

---

1) Transact. odontolog. Soc. of Qt. Britain, Vol. XXIV, No. 4, 1892.

2) Naturgeschichte der Flechten. Frankfurt a. M. 1885.

nur dem rhizoidalen Theile der Flechten die Fähigkeit zu, sich in das Gestein einzubohren, während der übrige Thallus, der sich frei über den Boden erhebe, sich mit dem abgeschiedenen kohlensauren Kalk vollständig einhülle.

Demgegenüber beweist Bachmann[1]) klar, dass der ganze Thallus der Flechten sich gewissermassen in das Gestein einfresse. Der Kalk sei das Primäre, in den die Flechte erst secundär eindringe. Wenn die Ansicht Zuckal's richtig wäre, würden die einzelnen Kalkkrystalle concentrisch um die Hyphen angeordnet sein; dies ist aber nicht der Fall, sondern sie liegen, wie bei dem gewöhnlichen Kalk, völlig regellos. Selbst mitten durch die Krystalle dringen die Pilzfäden, was nach Zuckal's Ansicht naturgemäss ausgeschlossen wäre. Bachmann vertritt nun den Standpunkt, dass auch diese Flechtenpilze an ihren Spitzen eine Säure produciren, durch die sie den Kalk lösen und sich so Kanäle in denselben bohren.

Die hier angeführte Literatur beschränkt sich darauf, die beobachteten Veränderungen, welche Pilze in Kalk hervorzurufen befähigt sind, zu beschreiben und zu erklären, ohne experimentell die Momente, welche bei diesen Vorgängen maassgebend sind, genauer zu präcisiren. Vor Allem ist die Frage, die in physiologischer Hinsicht mir am wichtigsten erscheint, ganz unberücksichtigt geblieben, welches Moment die Pilze zum Eindringen in so hartes Substrat veranlasst.

Einfluss chemischer Reize und Säureabsonderung.

Vor etwa 10 Jahren machte Pfeffer[2]) auf eine eigenthümliche Erscheinung bei niederen Organismen aufmerksam, indem er nachwies, dass eine grosse Anzahl chemischer Agentien sowohl auf Bakterien als auch auf Infusorien einen Reiz derart ausübt, dass diese Mikroorganismen sich nach dem Reizmittel hinbewegen. Dabei ist es nicht nöthig, dass der Reizstoff ein Nährmittel ist, sondern

---

1) Die Beziehungen der Kalkflechten zu ihrem Substrat. Der Thallus der Kalkflechten. Wissenschaftl. Beilage zu dem Programm der städt. Realschule zu Plauen i. Vogtl., 1892.

2) Ueber chemotropische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen, 1886—88.

auch eine grosse Anzahl chemischer Stoffe, die für dieselben keine Nahrung abgeben, üben eine ähnliche Wirkung aus. Diese Erscheinung, die man als Chemotropismus oder Chemotaxis bezeichnet, können wir auch bei Fadenpilzen beobachten, indem ihre Hyphen ebenfalls nach gewissen Nährmedien hinwachsen und selbst dünne, pflanzliche Membranen, Chitinhäutcheu u. s. w., die ihnen hindernd in den Weg treten, zu durchbohren vermögen, wie man es schon lange bei einer grossen Anzahl auf Pflanzen und Fliegen als Parasiten lebenden Pilzen beobachtet hat. Das Reizmittel muss, um eine chemisch attractive Wirkung hervorzurufen, mit den Hyphen direct in Berührung kommen. Es kann also ein Eindringen in Membranen resp. ein Durchbohren nur dann zu Stande kommen, wenn die Nährflüssigkeit durch dieselben diffundirt.

Miyoshi[1]) hat in seiner Arbeit über „die Durchbohrung von Membranen durch Pilzfäden" diese Thatsachen klar gestellt und gezeigt, dass in erster Linie chemotropische Reize die Pilze zum Durchbohren von Membranen veranlassen, vorausgesetzt, dass die Hyphen entweder auf chemischem Wege durch Lösen der Membranen oder durch mechanische Kraft das Hinderniss überwinden können.

Er stellte seine Versuche so an, dass er eine Nährgallerte auf einen Objectträger brachte, die Membranen darauflegte und die Sporen dann auf die Membranen aussäte. Kleine Mengen Nährstoffe diffundiren durch die Membranen und üben einen chemotropischen Reiz auf die Hyphen aus, wodurch ein energisches Hinstreben derselben nach dem Substrate erfolgt. Es kommt zur Bildung von Haftorganen, und schliesslich bohren sich die Schläuche durch ein Cellulose lösendes Ferment in die Haut. Wird die Nährlösung auf die obere Fläche der Membranen gegeben, so schmiegen sich die Hyphen wohl an dieselbe an, ohne dass es zum Eindringen in dieselben kommt. Befindet sich auf beiden Seiten der Membranen Nährlösung, so kommt ebenfalls keine Durchbohrung zu Stande, da sich die Reizwirkungen ausgleichen.

Eine andere gerade bei Pilzen sehr weit verbreitete Eigenschaft ist die Säurebildung. Sowohl über die Ausscheidung von Säuren durch Pilze als auch durch Wurzeln höherer Pflanzen ist vielfach discutirt worden, indessen würde es zu weit führen, auf die verschiedenen Ansichten hierüber näher einzugehen. Ich be-

1) Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, Heft 2, 1895.

schränke mich daher darauf, zwei für meine Untersuchungen wichtige Arbeiten hier hervorzuheben.

Die Fähigkeit, Säuren abzusondern, kommt wohl allen pflanzlichen Lebewesen wenigstens insoweit zu, als sie die durch den inneren Verbrennungsprocess frei werdende Kohlensäure durch die Athmung nach aussen abgeben, und es ist eine bekannte Thatsache, dass die Wurzeln höherer Pflanzen Kalkgestein, wenn sie über dasselbe hinwachsen, ziemlich stark corrodiren. Man machte verschiedene Säuren hierfür verantwortlich, indessen hat Czapek[1]) nachgewiesen, dass es sich hierbei zumeist nur um die Wirkung der Kohlensäure handelt.

Wenn wir schon bei den Wurzeln höherer Pflanzen die Kohlensäure an Kalkgesteinen so starke Veränderungen hervorrufen sehen, so liegt es sehr nahe anzunehmen, dass die Pilze, welche in Folge der schnelleren und energischeren inneren Verbrennungsprocesse relativ grössere Mengen von Kohlensäure abscheiden, in erhöhtem Maasse Kalk zu lösen im Stande sind.

Ausser Kohlensäure scheiden aber viele Pilze auch in reichlicher Menge Oxalsäure aus, wie insbesondere Wehmer[2]) näher verfolgt hat. Von diesem Forscher wurde ferner dargethan, dass die freie Säure sich nur bis zu einem Grenzwerth anhäuft, d. h. so weit, bis Production und Zersetzung der Säure sich das Gleichgewicht halten. Da aber die Salze der Oxalsäure durch den Pilz nicht zersetzt werden, so kommt mit der Zeit eine gewaltige Anhäufung von Oxalat zu Wege, wenn die entstehende Säure fortwährend durch Basen gebunden wird.

Die Oxalsäure ist ebenfalls eine unter den Pilzen weit verbreitete Säure, und es giebt nur eine geringe Anzahl von Pilzen, die dieselbe nicht in geringerer oder grösserer Menge abscheiden.

In Bezug auf die Stelle, an welcher die Absonderung erfolgt, ist Wehmer der Ansicht, dass die Oxalsäure von den Hyphenspitzen abgeschieden werde, und dass ihre Bildung eine Function der lebenden Zelle sei, die so lange andauere, als vitale Processe stattfinden, also auch dann, wenn das Wachsthum vollendet ist.

Beide Säuren lösen, wie wir gesehen haben, Kalk ziemlich leicht, aber während Kohlensäure mit Kalksalzen das in Wasser

---

1) Zur Lehre von den Wurzelausscheidungen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIX, p. 321, 1896.

2) Botan. Zeitung, Bd. 49, p. 255, 1891.

lösliche doppeltkohlensaure Calcium bildet, entsteht bei Gegenwart von Oxalsäure das in Wasser unlösliche Calciumoxalat.

Diese Eigenschaften der entstehenden Kalksalze sind aber von wesentlichem Einfluss für das Eindringen der Pilze in tiefere Schichten des Kalkes, und wir werden später aus den Versuchen ersehen, inwieweit die Wirkung der einen oder anderen Säure hierbei in Betracht kommen kann.

Bevor ich indessen auf die eigentlichen Untersuchungen eingehe, halte ich es, um den Ueberblick über das gesammelte Material zu erleichtern, für angebracht, eine kurze Zusammenstellung der Hauptresultate vorauszuschicken.

Kurze Zusammenstellung der wichtigsten Resultate.

Um die Ursache, welche Pilze zum Eindringen in die verschiedenen Kalksubstrate veranlasst, experimentell nachzuweisen, war es zunächst nöthig, die bei dem Einbohren in Frage kommenden Bedingungen zu untersuchen. In der chemotropischen Reizbarkeit der Pilze besitzen wir ein Mittel, die Richtung, in der das Wachsthum der Hyphen erfolgt, in hohem Maasse zu beeinflussen, so dass selbst relativ grosse Hindernisse, sei es durch mechanische Kraft oder durch chemische Mittel von ihnen überwunden werden. Es lag daher für mich nahe, durch Versuche zu prüfen, inwieweit der Chemotropismus für das Eindringen von Pilzen in Kalksubstrat von Bedeutung ist.

Die Untersuchungen hierüber ergaben, dass die von mir benutzten Pilze dünne Platten von Kalk, Marmor, Knochen u. s. w. durchbohren, wenn wir auf die eine Fläche derselben einen Nährstoff als Reizmittel bringen und auf die andere Fläche die Sporen aussäen.

Der Nährstoff, welcher allmählich durch die Platten diffundirt, wirkt anziehend auf die Hyphen, so dass sie demselben entgegenwachsen und sich innig an die Kalkfläche anschmiegen. Durch den Druck der Hyphenenden gegen den festen Kalk entstehen zunächst Verdickungen, gewissermassen Haftorgane, von denen aus sich ein Fortsatz bildet, der durch Säureausscheidung allmählich den Kalk löst und sich durch die Platten hindurchbohrt.

Wurden auf dieselbe Fläche sowohl Nährlösung als auch Sporen gegeben, so kam kein Durchbohren zu Stande, ebenso nicht, wenn auf beiden Seiten der Platten sich Nährlösungen befanden.

Wir sehen hieraus, dass chemische Reize die Veranlassung zum Eindringen unserer Pilze in Kalk geben. Die Erscheinungen, welche dann bei dem Durchbohren der Kalkplatten hervortreten, sind dieselben, wie sie in der Natur bei den auf Kalksubstrat lebenden Pilzen beobachtet werden, und da sowohl im Kalkgestein als auch in den kalkhaltigen Hartgebilden mehr oder minder die für Pilze nöthigen Nährstoffe enthalten sind, so glaube ich, was auch die weiteren Versuche bestätigt haben, mit Sicherheit annehmen zu können, dass in der Natur ebenfalls chemische Reize, die von den in dem Kalk enthaltenen Nährstoffen ausgehen, die Pilze zum Eindringen in denselben veranlassen. Auf Knochen, der die für Pilze nöthigen organischen und anorganischen Nährstoffe enthält, keimten die Sporen ziemlich gut, und es konnte das Eindringen der Hyphen durch die Havers'schen Kanäle in das Innere beobachtet werden.

Anders verhielten sich die Pilze begreiflicher Weise dem Kalkgestein gegenüber, dem bekanntlich fast jede organische Substanz fehlt. Auf dieses musste zuerst die organische Nahrung, wie Zucker, und die nöthigen Stickstoffverbindungen gegeben werden, um das Wachsthum der Pilze zu ermöglichen, während sie die in dem Kalk enthaltenen anorganischen Salze scheinbar für sich nutzbar zu machen verstehen. Dies zeigte sich um so mehr, wenn ich diese Nährsalze ganz oder theilweise aus der Nährlösung ausschied.

Die Pilze verursachten dann bedeutend stärkere Corrosionen auf dem Gestein, als wenn die Salze zugesetzt waren. Auch konnte eine Beeinträchtigung des Wachsthums, wie es sonst beim Fehlen der Nährsalze deutlich hervortritt, nicht beobachtet werden.

Dass es nicht zu einem tiefen Eindringen der Pilz-Hyphen in das Gestein kam, hat seinen Grund wohl darin, dass ihnen dann die nöthige organische Nahrung fehlte.

Was schliesslich die Mittel anbelangt, deren sich die Pilze bedienen, um solche Veränderungen in dem Kalke zu bewirken, so kommt in erster Linie die Wirkung der Kohlen- und Oxalsäure in Betracht, ohne dabei ausser Acht zu lassen, dass die Pilze auch auf mechanischem Wege sicherlich zur Lockerung kleinster Kalkpartikelchen beitragen können. Schon in dem Zeitraume von einigen Tagen vermochten unsere Pilze das Gestein so stark zu corrodiren, dass die Rauhigkeiten deutlich wahrgenommen werden konnten. Wurden grössere Mengen Nährlösung verwandt, so war die Quantität des gelösten Kalkes nach 14 Tagen schon so stark,

dass sie durch das Gewicht bestimmt werden konnte. Am meisten Säure producirt *Botrytis cinerea*, dem *Penicillium glaucum* folgte; während bei *Aspergillus niger* nicht so grosse Mengen nachgewiesen werden konnten.

Methode.

Bei meinen ersten Versuchen, die uns zeigen sollen, inwieweit chemische Reize auf das Eindringen von Pilzen in Kalksubstrat von Einfluss sind, kamen Eierschalen und dünne Marmorplatten zur Verwendung. Nahe lag es, gerade Eierschalen zu diesen Versuchen heranzuziehen, da bekanntlich in Eiern häufig Fadenpilze anzutreffen sind, die nur von aussen in dieselben gelangt sein können. Ebenso ist das Faulen der Eier sicherlich auf das Eindringen von Bakterien zurückzuführen.

Ich brachte ebenso, wie Miyoshi, auf einen Objectträger einen Tropfen Nährgelatine, legte die Eierschalen resp. Marmorplättchen darauf und säte dann auf dieselben die Sporen aus. Hierbei hatte ich aber zwei Momente unberücksichtigt gelassen, die eine Aenderung der Methode nöthig machten. Einmal sind Eierschalen und Marmorplatten so wenig durchsichtig, dass eine Durchwachsung derselben durch die Pilzschläuche, welche nach einiger Zeit in der Nährlösung zu beobachten waren, nicht verfolgt werden kann, wie es bei den durchsichtigen Pflanzenmembranen möglich ist. Es konnte deshalb nicht mit Sicherheit festgestellt werden, ob sie in Wirklichkeit durchgewachsen oder ob von oben Sporen auf die Nährlösung gelangt waren. Dann zeigte es sich auch, dass die Marmorplatten nur eine bestimmte Dicke haben durften, weil andernfalls nicht genügend Nährmaterial diffundiren konnte.

Eierschalen konnten in ihrer natürlichen Dicke zur Anwendung kommen, da sie sehr porös sind, aber bei Marmor durfte die Dicke der Plättchen $^1/_5$ mm nicht übersteigen. Diese dünnen Plättchen herzustellen, war aber mit Schwierigkeiten verknüpft, da Marmor dünn geschliffen bei seiner Sprödigkeit so zerbrechlich ist, dass er nicht mit den Fingern gehalten werden kann. Dann war es auch für die Versuche unbedingt nöthig, dass die Platten keine Risse hatten. Um allen diesen Uebelständen aus dem Wege zu gehen, wurde in der Weise verfahren, dass von einem Stück Marmor möglichst dünne Scheiben abgesägt und auf einer Seite glatt geschliffen wurden. Dann wurde auf einem Objectträger Canadabalsam erwärmt und die Platte mit der geschliffenen Fläche auf

den flüssigen Balsam gelegt und auf die Objectträger fest gekittet. Auf diese Weise war es möglich, bei dem Schleifen einen gleichmässigen Druck auf die Marmorscheibe auszuüben und ein Zerbrechen zu verhindern, so dass selbst Plättchen von $^1/_{15}$ mm hergestellt werden konnten.

Waren die Schliffe genügend dünn, so wurden sie mit dem Objectträger in Xylol gebracht, um den Canadabalsam zu lösen. Das Xylol musste dann wieder durch Alkohol aus der Platte verdrängt werden, den man dann entweder mit Wasser auswaschen oder sich an der Luft verflüchtigen lassen konnte.

In derselben Weise wurden Plättchen von grauem Kalk, die ebenfalls bei den Untersuchungen zur Verwendung kamen, hergestellt. Knochen und Zahnbein konnte durch Andrücken mit den Fingern geschliffen werden, da sie weniger spröde sind, und auch eine Dicke von $^1/_2$ mm und mehr haben durften. Zu meinen Versuchen mit Zahnschmelz kamen dünne Schmelzscherbchen eines embryonalen Füllens zur Verwendung.

Weit schwieriger gestalteten sich die Verhältnisse, die Versuche so vollständig einwandsfrei anzustellen, dass weder die Hyphen über die Platten zur Nährlösung wachsen, noch die Sporen auf dieselbe gelangen konnten. Um diese Möglichkeiten vollständig auszuschliessen, brachte ich die verschiedensten Methoden in Anwendung, von denen sich die folgende als die einfachste und beste erwies. In der Mitte einer Glasplatte von etwa 5 qcm wurde ein Loch von $^1/_2$ cm Durchmesser gebohrt, über das die geschliffenen Platten gelegt und festgekittet wurden. Als das beste Kittmittel erwies sich Siegellack. Zuerst wurde die Glasplatte vorsichtig erwärmt, um ein besseres Anhaften des Lacks zu bewirken, der Siegellack rings um das Loch gestrichen, die Plättchen sorgfältig darüber gelegt und dann durch Erwärmen des Siegellacks fest an die Glasplatte angekittet. Rings um die Kalkplatten wurde ein Wall von Siegellack (Fig. 1) hergestellt, damit die Nährflüssigkeit nicht so leicht abfliessen konnte. Waren die Plättchen so vollständig an die Glasplatten angekittet, dass ein freier Raum dazwischen nicht constatirt werden konnte, durch den die Pilzfäden etwa hätten wachsen können und waren sie frei von Rissen, so wurden sie entweder auf eine mit etwas Wasser versehene Krystallisirschale gelegt oder es wurde ein Rahmen aus Glasscheiben hergestellt, auf den die Glasplatte mit Siegellack aufgekittet wurde. Das Ganze wurde dann in zwei übereinander gestülpte grössere Schalen gestellt

und entweder in strömendem Dampf oder in heisser Luft bei etwa 160 ° C. sterilisirt. Die letztere Methode hatte den Nachtheil, dass die Kalkplatten durch die allzu starke Hitze leicht Sprünge davontrugen.

Sterilisirversuche, die mit 5 % Formalin gemacht wurden, waren nicht genügend sicher, da durch die vielen Manipulationen beim Auswaschen des Formalins leicht wieder Pilzkeime auf die Platten gelangen konnten.

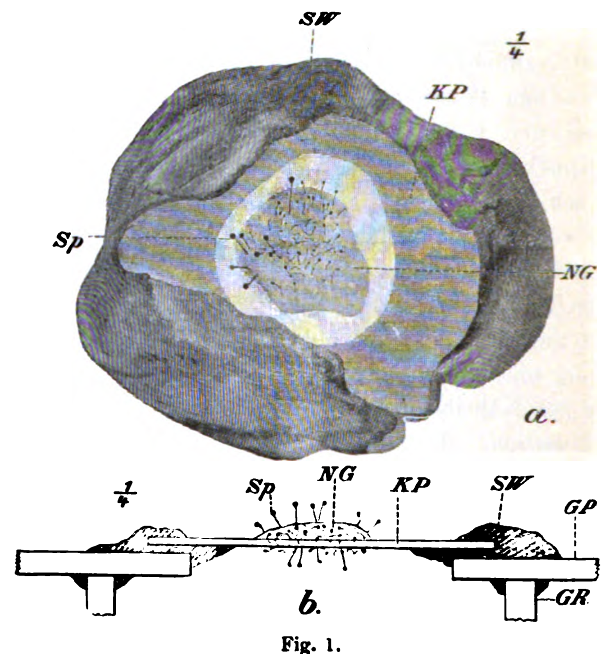


Fig. 1.

a Eine Kalklamelle ist von den Hyphen von *Aspergillus niger* durchbohrt und hat in der Nährgallerte ein kräftiges Mycelium gebildet. Nur die Sporangienträger mit den schwarzen Sporangien sind erst kurze Zeit über die Oberfläche derselben hervorgetreten;

b (halbschematisch). Darstellung der Fig. *a* im Querschnitt. Beide veranschaulichen zugleich die Methode.

KP = Kalkplättchen. — *SW* = Siegellackwall. — *NG* = Nährgallerte. — *Sp* = Sporangien mit Sporangienträger. — *GP* = Glasplatte mit Loch, über dem die Kalklamelle liegt. — *GR* = Glasrahmen.

Um nun auf die sterilisirten Plättchen die Nährlösung zu bringen und die Sporen auszusäen, war ebenfalls die grösste Vorsicht geboten, und sämmtliche Manipulationen wurden deshalb in einem Glaskasten vorgenommen, in dem vorher durch einströmenden Wasserdampf die in der Luft enthaltenen Keime niedergerissen

waren. Nachdem ich ebenfalls meine Hände und Arme vollständig sterilisirt hatte, wurden in dem Kasten durch eine verschliessbare Oeffnung die einzelnen Versuche angelegt. Die Ausführung geschah in der Weise, dass ich mit einer ausgeglühten Platinnadel die Pilzsporen auf die Unterseite der Platten aussäte und dann die Glastafel auf die Krystallisirschale legte, um nun mit einem Glasstabe auf die obere Fläche der Kalkplättchen die Nährlösung zu geben. Bei dem Sterilisiren in strömendem Dampf erwies sich der Siegellackring als sehr vortheilhaft, weil andernfalls die Nährlösung sich über die ganze feuchte Glastafel ausbreitete. Die geschlossenen Krystallirschalen wurden dann unter eine Glasglocke, die mit feuchtem Fliespapier belegt war, gestellt, um Infectionen von aussen zu vermeiden, und in eine Temperatur von etwa 25° C. gebracht.

Wenn ich in Vorstehendem die Methoden bei meiner Untersuchung sehr eingehend beschrieben habe, so geschah dies, um jeden Zweifel auszuschliessen, dass die Pilzhyphen auf eine andere Weise in die Nährlösung gelangt sein könnten, als durch Durchbohrung der Kalkplatten.

Ausserdem gelang es einige Mal durch Lösen der Marmorplatten die Verbindung der auf beiden Flächen befindlichen Hyphengeflechte dem Auge sichtbar zu machen. Die von den Pilzen durchbohrten Marmorplättchen bettete ich in ziemlich harten Canadabalsam und legte dann ein Deckgläschen so darauf, dass ein Theil des Marmors von demselben nicht bedeckt wurde. Dieses überragende Stückchen Marmor schnitt ich sammt Canadabalsam am Deckglasrande ab, so dass der Rand der in den Canadabalsam eingebetteten Marmorschicht frei lag und Säuren ausgesetzt werden konnte, die die Marmorplättchen je nach ihrer Dicke $1/4 - 1/2$ cm weit unter das Deckglas zur Lösung brachten, während die Verbindung der Hyphen erhalten blieb.

Zu den Versuchen dienten *Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum* und *Botrytis cinerea*, welchen bekanntlich allen, besonders *Botrytis cinerea*, die Fähigkeit zukommt, sowohl Kohlensäure als auch Oxalsäure in beträchtlichen Mengen abzusondern.

Wenn ich nur diese Fadenpilze für meine Untersuchungen benutzt habe und nicht etwa Bakterien, so hat dies seinen Grund darin, dass man, was sehr wichtig für derartige physiologische Untersuchungen ist, ihre Kulturbedingungen sehr genau kennt. Ausserdem lassen sich an den Pilzfäden die einzelnen Vorgänge,

welche beim Eindringen in das Substrat zu beobachten sind, sehr gut verfolgen, was bei Bakterien vollständig ausgeschlossen ist.

Als Reizmittel kam eine 5proc. Zuckerlösung zur Anwendung.

Durchbohrung von Kalklamellen durch Pilzfäden.

Bei den Durchbohrungsversuchen mit Eierschalen dauerte es etwa 8—14 Tage, bis die Pilzhyphen in der Nährlösung beobachtet werden konnten. Gewöhnlich wurden aber die Versuche so lange ausgedehnt, bis die Pilze zu fructificiren begannen. Man konnte dann deutlich bemerken, wie die sporangientragenden Schläuche aus der Nährgallerte hervortreten, ohne dass von dem übrigen Mycelium auf der Oberfläche der Gallerte etwas zu bemerken war, was uns als sicherer Beweis gelten muss, dass die Pilze nur durch die Eierschalen gewachsen sind und nicht etwa durch eine Infection in der Nährlösung entstanden sind. Dass die Länge der Zeit, die zum Durchbohren von Eierschalen nöthig ist, bedeutenden Schwankungen unterliegt, hat seinen Grund in der verschiedenen Dicke und Dichtigkeit der Schalen.

Bekanntlich bestehen die Eierschalen zum geringen Theile aus organischer Substanz, in Gestalt dicht verflochtener homogener Fäden, in die der kohlensaure und phosphorsaure Kalk in drei bis vier Schichten eingelagert ist. Jede Schicht setzt sich wieder aus einer grossen Anzahl viereckiger Felder zusammen, die, abgesehen von abgerundeten Ecken, einem Schachbrett nicht unähnlich sehen und mehr oder weniger dicht aneinander liegen. Querschliffe zeigen uns ein Bild, ähnlich einer aus Ziegelsteinen aufgeführten Mauer.

Ebenso wie die Structur der Kalkschalen ist auch die Säuremenge, die die Pilze absondern, von Einfluss auf die Schnelligkeit des Durchbohrens. *Botrytis*, der von den drei Arten die grösste Quantität Säure bildet, vermag in Folge dessen auch fast in der Hälfte der Zeit die Schalen zu durchbohren, wie *Penicillium* und *Aspergillus*.

Das Einbohren der Hyphen in die Schalen erfolgt gewöhnlich an den Stellen, wo die einzelnen Kalkfelder aneinander stossen und zwar in der Weise, dass sich da, wo das Hyphenende mit dem Substrate in Contact tritt, eine Verdickung, gewissermassen ein Haftorgan bildet, das die Hyphenspitze beim Eindringen stützt, um sich dann weiter in das Innere der Schale einzubohren.

Es ist leicht begreiflich, dass die Pilze gerade an den erwähnten Stellen in die Schalen eindringen, da hier das Lockmittel in grösserer Menge diffundiren kann, indessen können wir auch sehr häufig die Beobachtung machen, dass sie die dichten Kalkfelder durchbohren. Man kann dies sehr deutlich sehen, wenn man die Pilzfäden mit Anilinblau färbt, so dass dann die Hyphen noch eine kleine Strecke weit in die Schale als schwachblaue Streifen zu verfolgen sind.

Bei Anwendung von Kalk und Marmor dauerte die Zeit des Durchbohrens fast ebenso lange wie bei den Versuchen mit Eierschalen, trotzdem die Plättchen eine viel geringere Dicke hatten. Es hat dies seinen Grund darin, dass die Structur beider Gesteinsarten eine bedeutend dichtere ist, wie die von Eierschalen. Besonders bei gewöhnlichem grauem Kalk liegen die einzelnen Krystalle sehr dicht aneinander, während das Gefüge des Marmors etwas lockerer sich darstellt. Auch hier wählten die Pilze gewöhnlich solche Stellen zu ihrem Angriffspunkte, wo die Nährlösung am besten diffundiren konnte, d. h. die äusserst enge Spalte zwischen den einzelnen Krystallen, indessen sehen wir sie auch häufig die Krystalle selbst durchdringen. Einige Mal konnte deutlich beobachtet werden, wie die Hyphenenden aus den Gesteinsplatten in die Nährlösung wuchsen (Fig. 2).



Fig. 2.

Pilzhyphen nach Durchbohrung einer Marmorplatte dargestellt. Einige treten da hervor, wo zwei Krystalle zusammenstossen, andere haben die Krystalle durchbohrt. Bei allen lassen sich die gefärbten Pilzfäden noch eine Strecke weit in den Marmor als blasser Streifen verfolgen.

MK = Marmorkrystalle. — *PF* = Pilzfaden (abgerissen dargestellt). — *PK* = Pilzfaden im Marmor als blasser Streifen sichtbar.

Diese Erscheinung konnte aber nicht oft wahrgenommen werden, da die Versuche in der Regel so lange ausgedehnt wurden, bis die Pilze in der Nährlösung zu fructificiren begannen und es sorgfältig vermieden wurde, die Schalen eher zu öffnen, als bis mit Sicherheit angenommen werden konnte, dass ein Durchbohren stattgefunden hatte, was aber mit blossem Auge nur an der Fructification zu

erkennen war. Selbstverständlich war dann ein so dichtes Mycelnetz entstanden, dass man unmöglich einzelne Hyphen bis an ihre Austrittsstelle verfolgen konnte. Mit Anilinblau gefärbte Hyphen waren auch hier eine Strecke weit in das Gestein als schwachblaue Streifen wahrzunehmen (Fig. 2).

Knochenschliffe, die in einer Dicke von 1—2 mm zur Verwendung kamen, wurden von den Hyphen bedeutend schneller durchbohrt, als die oben erwähnten Kalkarten. Es ist dies auch nicht zu verwundern, da Knochen von einem Netz engerer und weiterer Kanälchen durchzogen wird, die für die Hyphen schon bis zu einem gewissen Grade geebnete Wege waren. Verschiedentlich konnte ich beobachten, dass die Pilzhyphen besonders die engen Knochenzellen, durch die sie oft in grösserer Anzahl hervortreten, bedeutend zu erweitern verstanden. Aehnliche Erscheinungen boten ganze Röhrenknochen von Hühnern, die im Innern geimpft wurden und an denen dann an der äusseren Fläche aus den Knochenkanälchen ganze Büschel von Hyphen herauswuchsen.

Fast genau dieselben Befunde ergaben die Untersuchungen mit Zahnbein, indem die Schläuche, ähnlich wie bei der Caries die Bakterien, durch die Zahnbeinröhrchen drangen.

Die Versuche mit Zahnschmelz lieferten ebenfalls ein sehr günstiges Resultat, indem auch durch diesen sich die Pilze mit ziemlicher Schnelligkeit hindurch bohrten. Wenn auch die Dichtigkeit des Schmelzes für das Einbohren an und für sich nicht wesentlich in Betracht kommt, da sie auf das schnellere Lösen des Kalkes durch die Säuren nur geringeren Einfluss hat, so musste man sich doch fragen, ob genügende Mengen des Reizmittels durch das äusserst dichte Kalkgefüge diffundiren könnten.

Bei dem von uns benutzten embryonalen Schmelz müssen wir allerdings berücksichtigen, dass er vielleicht nicht die Dichtigkeit besitzt, wie der vollständig ausgebildete Schmelz, immerhin scheinen die einzelnen Schmelzprismen nicht so dicht zusammenzuliegen, als man für gewöhnlich annimmt.

Die Pilzfäden drangen immer zwischen den einzelnen Prismen ein. Die Zeit, welche zum Durchbohren erforderlich war, unterlag wegen der verschiedenen Dicke der Schmelzscheibchen einigen Schwankungen. Im Durchschnitt dauerte es etwa 6—7 Tage, bis die Pilze in der Nährlösung constatirt werden konnten.

Diese Versuche zeigen uns, dass Pilze unter günstigen Ernährungsbedingungen in hartes Kalksubstrat eindringen können,

wenn sich in demselben ein Reizmittel befindet, das attractiv auf sie einwirkt. Hierdurch kommt zunächst ein inniges Anschmiegen der Hyphenspitzen an den Kalk zu Stande, so dass die von denselben abgesonderten Säuren fast nur auf die kleine Berührungsfläche einwirken, wodurch die Lösung des Kalkes viel rascher vor sich geht und nur ein röhrenartiger Gang von der Dicke der Hyphen entsteht.

Da es bei meinen Untersuchungen vorerst nur darauf ankam, die bei dem Einbohren von Pilzen in Kalk in Betracht kommenden Bedingungen festzustellen, wurde bei allen Versuchen, um möglichst sicher und schnell Resultate zu erzielen, das Substrat mit einem Reizmittel in Gestalt einer 5proc. Zuckerlösung imbibirt, die bekanntlich auf Pilze eine sehr kräftige chemotropische Wirkung auszuüben vermag. Dies hat seinen Grund vornehmlich darin, dass der Zucker ein sehr guter Nährstoff für dieselben ist, durch dessen Aufzehren die Richtung ihres Wachsens bestimmt ist. Unbedingt nöthig war bei den Durchbohrungsversuchen mit Kalkgesteinslamellen ein Reizmittel, das den Pilzen zugleich als organischer Nährstoff diente, da dem Gestein fast jegliche organische Substanz fehlt und somit ein kräftiges Wachsen der Pilze überhaupt ausgeschlossen ist. Die geringe Menge von organischen Reservestoffen, welche in den Sporen aufgespeichert sind, genügt nicht zur Entfaltung der nöthigen vitalen Energie, wie sie bei dem Durchbohren von Kalk erforderlich ist.

Aus den Versuchen geht auch weiter hervor, dass den Pilzen die Fähigkeit zukommt, die in dem Kalksubstrat enthaltenen Nährstoffe für sich nutzbar zu machen, sobald sie durch chemische Reize zum Eindringen veranlasst werden. Bekanntlich sind aber alle die verschiedenen Kalkgebilde, wie Knochen, Muschelschalen, Zähne u. s. w. sowohl aus organischen als anorganischen Stoffen aufgebaut, die für Pilze, wenn sie sich dieselben zu erschliessen verstehen, als Nährstoffe dienen können und selbst im Marmor und im gewöhnlichen grauen Kalk sind, wenn auch nicht organische, so doch geringe Mengen anorganische Nährsalze enthalten. Inwieweit diese Nährstoffe für die Pilze Veranlassung zum Eindringen in Kalksubstrat bilden, sollen die folgenden Untersuchungen zeigen.

Reizwirkungen der im Kalksubstrat enthaltenen Nährstoffe.

Um uns über die chemotropische Wirkung der in den verschiedenen Kalkgebilden enthaltenen Stoffe Aufklärung zu verschaffen, war es nöthig, für die Pilze ähnliche Ernährungsbedingungen zu schaffen, wie sie für die auf Kalksubstrat lebenden Organismen bestehen. Als Substrat kamen Knochen und gewöhnlicher grauer Kalk in Anwendung.

Auf Knochen wurden die Pilzsporen in der gewöhnlichen Weise ausgesät und dieser dann in einer feuchten Kammer längere Zeit einer Temperatur von 25 ° C. ausgesetzt. Einigemal wurden als Nährmaterial noch geringe Mengen 2proc. Zuckerlösung auf die Knochen gegeben. Die Pilzsporen keimten schnell und bildeten einen ziemlich kräftigen Rasen, besonders bei Zusatz von Zuckerlösung. Dabei haftete das Hyphengeflecht äusserst fest an der Knochenfläche. Dies wurde einmal dadurch bewirkt, dass die über die Knochenfläche hinkriechenden Pilzfäden sehr fest an derselben anklebten, und dass ganze Bündel Hyphen durch die Havers'schen Kanäle in den Knochen eingedrungen waren, die natürlich beim Abreissen einen gewissen Widerstand boten. Auch im Innern des Knochens konnten Pilzfäden bis in die Knochenzellen verfolgt werden.

Bei den Versuchen mit grauem Kalk, dem fast jede organische Substanz sowie Stickstoffverbindungen fehlen, während die für die Pilze nöthigen Nährsalze, wenn auch in geringer Menge, für gewöhnlich sämmtlich in demselben enthalten sind, mussten die fehlenden Nährstoffe ergänzt werden, um überhaupt ein Wachsthum der Pilze zu erzielen. Die übrigen Nährstoffe wie Kalium, Magnesium, Phosphor und Schwefel wurden als Salze bei einigen Versuchen zu der organischen Nahrung (Zuckerlösung) hinzugesetzt und bei einigen entweder ganz oder theilweise weggelassen.

Die Resultate waren, wie zu erwarten stand, der Art, dass die Pilze, sobald die Nährsalze in der Zuckerlösung fehlten, den Kalk bedeutend stärker corrodirten als wenn die Salze in der Lösung enthalten waren. Am stärksten waren die Corrosionen, wenn die Nährlösung frei von Kalium, Magnesium und Schwefel war, während durch den Mangel an Phosphor das Wachsthum der Pilze etwas beeinträchtigt wurde. Immerhin waren auch in diesem Falle die Corrosionen bedeutend stärker als bei Anwendung einer vollständigen Nährlösung. Die ganze sonst graue Oberfläche des Kalkes war bei den stärkeren Corrosionen in eine weisse aufgelockerte Masse

verwandelt, mit der auch die Hyphen derart inkrustirt waren, dass sie nur stellenweise als solche zu erkennen waren. Ueber die ganze aufgelockerte Fläche waren runde weisse Kugeln ausgestreut, nach deren Lösung durch Salzsäure nur einige Hyphen zurückblieben. Das inkrustirte Hyphengeflecht haftete relativ fest an dem Gestein. Das Ganze gewährte ein ähnliches Bild, wie wir es bei Krustenflechten nach Entfernung der oberflächlichen Flechtenschicht beobachten können.

Wurden auf die Kalkflächen vollständige Nährlösungen gegeben, so waren begreiflicherweise ebenfalls Corrosionen zu beobachten, indessen waren dieselben bedeutend geringer und die Hyphen lagen weniger fest an dem Kalk, sondern waren mehr in der Flüssigkeit suspendirt. Ein Unterschied in der Stärke des Pilzrasens konnte bei beiden Versuchsarten nicht constatirt werden, was entschieden dafür spricht, dass die Pilze die nöthigen Nährsalze dem Kalke entnommen hatten, denn andernfalls wäre sicherlich, wie wir es an Kulturen beim Fehlen von Nährsalzen beobachten können, ein schwächeres Wachsthum der Pilze zu constatiren gewesen.

Wenn wir uns nun die Frage vorlegen, wodurch die stärkere Corrosionsfähigkeit der Pilze beim Fehlen der Nährsalze hervorgerufen wird, so können nur zwei Möglichkeiten angenommen werden. Einmal kann bei den Pilzen eine vermehrte Säureabsonderung eintreten, um die Nährstoffe besser zu erschliessen, dann kann aber auch durch innigeren Contact der Hyphen mit dem Kalksubstrat eine stärkere Säurewirkung in der Weise zu Stande kommen, dass die abgesonderte Säure direct auf den Kalk treffe, ohne erst in der Flüssigkeit eine Verdünnung zu erfahren, oder gar wieder von den Pilzen selbst zerstört zu werden. Und weiter müssen wir die mechanische Wirkung der Hyphenenden in Betracht ziehen.

Die erste Möglichkeit, nämlich eine Säuremehrbildung, können wir wohl von vornherein ausschliessen, da wir wenigstens bis jetzt zu einer derartigen Annahme keinen Anhalt haben. Es bliebe uns also nur die zweite Möglichkeit übrig, für die eine Erklärung zu finden mir nach den letzten Versuchsresultaten und den früheren Untersuchungen nicht allzuschwer erscheint. Es handelt sich sicherlich bei diesen Erscheinungen um chemotropische Reize, die von den in den Kalksubstraten enthaltenen Nährstoffen ausgehen. Dafür scheint vor Allem auch der Umstand zu sprechen, dass das Hyphengeflecht äusserst fest an dem Kalke haftete, während es bei den

Versuchen mit vollständiger Nährlösung mehr in der Flüssigkeit suspendirt war. Selbst wenn die Kalkstückchen von einer hohen Schicht Nährlösung, in der die erwähnten Nährsalze fehlten, bedeckt wurden, sah man nach einiger Zeit die Hyphen nach denselben hinwachsen, während dies bei Anwendung einer vollständigen Nährlösung nicht der Fall war.

Wenn die Veränderungen, die unsere Pilze in dem Kalkstein hervorrufen, mehr denen gleichen, die wir bei den auf den verschiedenen Gesteinsarten lebenden Krustenflechten beobachten, als denen der Kalkflechten, so findet dies seine Erklärung wohl darin, dass die Hyphenenden, sobald sie sich tiefer in das Gestein eingraben, nicht mehr genügend organische Nahrung erhalten. Immerhin wäre aber ein Einbohren der Hyphenenden bis zu einem gewissen Grade möglich, muss aber unserer Beobachtung dadurch entgehen, dass trotz des innigen Contactes derselben mit dem Kalke ein Theil der Säure in die umgebende Flüssigkeit tritt und eine allgemeine Lockerung des Kalkes hervorruft.

Wie ich schon oben kurz angedeutet, wird in Folge des innigen Contactes der Pilzfäden mit dem Kalksubstrat die Lockerung desselben, sowie das Eindringen der Hyphen durch ihre mechanische Kraft gefördert, die nach den Untersuchungen Miyoshi's[1]) sehr beträchtlich ist, so dass selbst dünne Goldplättchen, auf die die Pilze auf keinen Fall lösend einwirken können, von den Hyphen durchbohrt wurden. Miyoshi schätzt die Druckkraft der Hyphen, die nach der von Pfeffer angegebenen Methode gewonnen wurde, auf sechs bis sieben Atmosphären. Allerdings muss man bei diesem hohen Drucke berücksichtigen, dass bei dem minimalen Durchmesser der Hyphen die absolute Kraft nur gering ist.

Um sich bei dieser Druckwirkung eine kräftige Widerlage zu schaffen, bilden die Hyphen, bevor sie in den Kalk eindringen, Verdickungen, gleichsam Haftorgane, die so fest an dem Substrate ankleben, dass sie selbst durch energisches Abspülen mit Wasser nicht abgerissen werden können. Diese mechanischen Einwirkungen tragen sicherlich auch zum Verdrängen der aufgelockerten kleinen Kalkpartikelchen bei, worauf es den Hyphenspitzen ermöglicht wird, weiter vorzudringen und den Säuren wieder neue Angriffspunkte geboten werden.

---

1) Die Durchbohrung von Membranen durch Pilzfäden. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, Heft 2, p. 283, 1895.

Säurewirkungen.

Um mir über die lösenden Wirkungen der Oxalsäure und Kohlensäure sowohl an Kalkgestein als an kalkhaltigen organischen Hartgebilden Klarheit zu verschaffen, bediente ich mich zunächst concentrirter Lösungen chemisch reiner Oxalsäure resp. des mit Kohlensäure gesättigten Wassers. Ich brachte in diese Flüssigkeiten zuerst Stückchen weissen Marmors und liess die Säuren einige Zeit einwirken. Die Oxalsäure hatte schon in einem Zeitraum von 24 Stunden an der Oberfläche des Steines starke Veränderungen hervorgerufen. Eine ziemlich dicke Schicht desselben war gelöst und hatte sich als oxalsaurer Kalk auf dem Boden des Gefässes niedergeschlagen. Ausserdem war der spröde glasige Marmor noch etwa 1 mm tief in eine lockere, sandige Masse verwandelt.

Aehnliche aber nicht so starke Veränderungen waren am Marmor in dem mit Kohlensäure permanent gesättigten Wasser zu constatiren. Der Lösungsprocess verlief bedeutend langsamer als bei Einwirkung von Oxalsäure, wobei vorerst kein Niederschlag zu bemerken war. Das als primäres Salz entstehende Calciumcarbonat, das doppeltkohlensaure Calcium [$Ca\,CO_3 + H_2\,CO_3 = Ca\,H_2\,(CO_3)_2$], bleibt im Wasser gelöst und erst, wenn die Kohlensäure, der Luft ausgesetzt, entweichen kann, fällt das im Wasser unlösliche Calciumcarbonat wieder aus.

Andere Erscheinungen boten die den beiden Säuren ausgesetzten Knochenstückchen. Die Oxalsäure vermochte denselben nur sehr geringe Mengen Kalk zu entziehen, wobei die Oberflächen sich mit einer glasigen Schicht oxalsauren Kalkes bedeckten. Den Grund hierfür haben wir einmal in der Structur des Knochens und dann in der Unlöslichkeit des oxalsauren Kalkes in Wasser zu suchen.

Bekanntlich sind die Kalksalze des Knochens in eine dichte bindegewebsartige Grundsubstanz eingelagert, so dass die durch die Einwirkung von Säuren entstehenden Salze nur dann aus dem Gewebe entweichen können, wenn sie in der umgebenden Flüssigkeit löslich sind, während sie ungelöst an dem Orte ihres Entstehens liegen bleiben müssen. Sie bilden dann für die Säure eine undurchlässige Schicht und der Lösungsprocess hört damit auf. Das wird also mit der Bildung einer Schicht des unlöslichen Calcium-

oxalats bewirkt, während das Calciumcarbonat durch Wasser gelöst ward.

Günstiger gestalten sich die Verhältnisse für die Oxalsäure, wenn ich derselben Chlornatrium zusetzte, bei dessen Gegenwart Salzsäure entsteht, die in Folge der leichten Löslichkeit des Chlorcalciums im Wasser die Kalksalze des Knochens vollständig zu lösen vermag[1]). Ebenso löst die Salzsäure das etwa entstehende Calciumoxalat. Den Knochenstückchen wurden deshalb auch bei Zusatz von Chlornatrium die Kalksalze soweit entzogen, dass sie sich leicht biegen und zerschneiden liessen.

Inwieweit nach diesen Resultaten bei den Veränderungen, die die Pilze an den verschiedenen Kalksubstraten hervorrufen, die eine oder andere Säure in Betracht kommen kann, sollen nun die folgenden Untersuchungen zeigen:

1/200

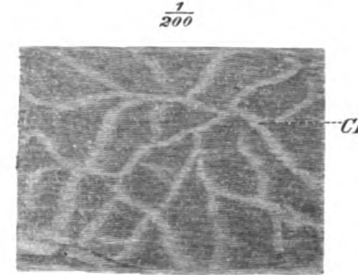


Fig. 3.
Glattpolirter Kalk mit Corrosionsfiguren.
CL = Corrosionslinien.

Auf polirte Marmorplatten brachte ich zunächst einige Tropfen 10proc. Zuckerlösung, säte unter den nöthigen Vorsichtsmassregeln die Sporen aus und liess die Pilzkulturen längere oder kürzere Zeit einwirken.

Der schwache Pilzrasen, der auf einer so geringen Menge Nährlösung sich entwickeln kann, rief nach kurzer Zeit schon sehr starke Corrosionen hervor, wie ich es nicht erwartet hatte. Nach Verlauf von 2 bis 3 Tagen waren mit dem blossen Auge schon Rauhigkeiten auf dem Marmor wahrzunehmen, und unter dem Mikroskope konnte ein dicht verschlungenes Netz durch Corrosionen entstandener Linien constatirt werden, die uns die Wege zeigten, auf denen die Pilzhyphen über die sonst glatte Fläche gekrochen waren (Fig. 3). Die Dicke der Linien entsprach ganz der der Hyphen, was zugleich ein Beweis dafür ist, dass die Hyphen hauptsächlich an ihrer Spitze Säuren absondern. Anderenfalls hätten die Linien in ihrem ganzen Verlaufe eine Verbreiterung erfahren und die Säurewirkung hätte sich mehr über die ganze Fläche ausgedehnt. Liess man die Pilze 8—14 Tage auf die Platten einwirken, so waren die Corrosionen schon so bedeutend, dass sie mit den Fingern

1) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 1, p. 155.

fühlbar waren und relativ starke Vertiefungen in dem Gestein hervorgerufen hatten.

Eine Eigenthümlichkeit fiel mir bei diesen Versuchen auf, die ich zu gleicher Zeit mit den Durchbohrungsversuchen anstellte, die aber im weiteren Verlauf meiner Untersuchungen aufgeklärt wurde. Es zeigte sich nämlich, dass die durch denselben Pilz hervorgerufenen Corrosionen in der gleichen Zeit ungleich stark ausfielen. Der Grund für diese verschiedenen Wirkungen lag darin, dass einmal als Nährmaterial nur 5 % Zuckerlösung und ein anderes Mal eine vollständige Nährlösung zur Verwendung gekommen war, so dass im letzteren Falle aus den schon oben erwähnten Gründen die Corrosionen schwächer ausfielen.

Während der ersten 14 Tage waren auf der Marmorplatte nur Rauhigkeiten zu constatiren, während später sich ein weisser Niederschlag von oxalsaurem Kalke bildete. Es ist unzweifelhaft, dass die ersten Corrosionen fast ausschliesslich durch die Kohlensäure hervorgerufen werden, und dass erst später die Oxalsäure zur Abscheidung kommt und ihre Wirkungen entfaltet, wobei auch sicherlich ein grösserer Theil des gelösten doppeltkohlensauren Calciums in oxalsaures Calcium übergeführt wird.

Bedeutend intensivere Corrosionen waren zu beobachten, wenn der Zuckerlösung $1/2$ % Chlornatrium zugesetzt wurde. Auch waren die Niederschläge von oxalsaurem Calcium viel geringer. Diese Erscheinungen sind auf die Wirkungen von Salzsäure zurückzuführen, die sich, wie gezeigt, bildet, sobald Chlornatrium zur Oxalsäure tritt.

Diese Versuche lassen uns zwar schon einen Einblick in die stark corrodirenden Wirkungen von Pilzen am Kalkgestein gewinnen, aber bei der absolut geringen Menge des von dem schwachen Pilzrasen gelösten Kalkes konnten Gewichtsbestimmungen nicht ausgeführt werden, vielmehr mussten hier durch starke Pilzmassen grössere Mengen Kalk zur Lösung gebracht werden, um sie annähernd bestimmen zu können. Es kamen deshalb hierbei grosse Mengen Nährlösung (150 g) zur Verwendung, so dass sich ein kräftiger Pilzrasen bilden konnte, der dann wiederum durch vermehrte Säureabsonderung stärker lösend auf den Kalk einwirkte. Auch konnte auf diese Weise festgestellt werden, inwieweit Pilze besonders die Kalksalze der Knochen zu lösen vermögen, resp. welche Säure vorwiegend dabei in Betracht kommt.

Um die Gewichtsverluste der Kalk- resp. Knochenstückchen nach Einwirkung der Pilze feststellen zu können, mussten sie vor und nach den Versuchen gewogen und zu dem Zwecke beide Mal, um ziemlich genaue Resultate zu erlangen, auf constantes Gewicht gebracht werden. Dies geschah in der Weise, dass die Knochen- und Kalkstückchen zuerst einen Tag einer Temperatur von 100° C. ausgesetzt und zur vollständigen Austrocknung noch einige Tage in den Exsiccator gebracht wurden, bis das Gewicht derselben sich nicht mehr verminderte. Ein Theil der Kalk- und Knochenstückchen wurde denn einfach in die Nährflüssigkeit gelegt und kam mit dem Pilzrasen nicht in Berührung, während ein anderer Theil an einem Faden in der Flüssigkeit aufgehängt und dadurch von dem Pilzrasen vollständig umwachsen wurde.

Von den drei Pilzarten kam die am stärksten wirkende *Botrytis cinerea* zur Verwendung. Der Gewichtsverlust der Objecte am Kalk war bei allen Versuchen ein über Erwarten grosser, wie uns die folgenden Tabellen deutlich zeigen.

I.

Die Kalkstücke lagen auf dem Boden der Gefässe und wurden von dem Pilzrasen nicht berührt. Versuchsdauer 8 Wochen.

Kalkart	Gewicht		Gewichtsverlust in	
	vor dem Versuche	nach dem Versuche	g	%
Marmor . .	4,683	3,190	1,493	31
Knochen . .	1,783	1,309	0,429	24
„ . .	2,3741	1,7611	0,6130	26

II.

Die Kalkstücke waren an einem Faden in der Nährflüssigkeit aufgehängt, so dass sie von dem Pilzrasen umwachsen wurden. Versuchsdauer wie bei Tab. I.

Kalkart	Gewicht		Gewichtsverlust in	
	vor dem Versuche	nach dem Versuche	g	%
Marmor . .	4,0645	2,3150	1,7495	43
Knochen . .	2,4820	1,540	0,9420	37
„ . .	2,4950	1,6975	0,7975	31

Die Marmorstückchen waren fast bis zur Hälfte gelöst und zeigten eine vollständig veränderte Form. Die äusseren Flächen derselben boten nicht mehr das Bild einer glasigen spröden Masse, sondern waren vollständig aufgelockert.

Die äussere Schicht der Knochen hatte eine dunkelbraune Farbe angenommen, war durchsichtig und vollständig erweicht. Sie bestand also fast nur noch aus dem Knochenknorpel, während der Kalk denselben entzogen und zum Theil in Form von oxals. Kalk den Boden der Glasgefässe bedeckte. Röhrenknochen von grösseren Vögeln, wie Hühnern, liessen sich leicht biegen und mit einer Nadel bequem durchstechen.

Auch für diese tiefgreifenden Veränderungen, welche die Pilze an Knochen durch Lösen der Kalksalze hervorrufen, kann nach den früheren Untersuchungen die Oxalsäure nicht verantwortlich gemacht werden, selbst wenn man annehmen wollte, dass durch das im Knochen enthaltene Chlornatrium eine Salzsäurebildung zu Stande kommen könnte. Jedenfalls sind die Mengen desselben so gering, dass sich nicht so viel Salzsäure bilden kann, als zum Lösen der beträchtlichen Mengen Kalk erforderlich ist. Wollen wir auch einen geringen Theil dieser Wirkungen der Oxalsäure resp. der sich etwa bildenden Salzsäure zuschreiben, so wird doch sicherlich der grösste Theil des Kalkes dem Knochen durch die Kohlensäure entzogen. Das Calciumoxalat, welches sich in der Nährlösung immer in grosser Menge vorfand, bildet die Oxalsäure erst in einem späteren Stadium der Pilzvegetation mit dem gelösten doppeltkohlensauren Calcium, welches schon in der Flüssigkeit vorhanden ist oder erst in dieselbe aus den Knochen diffundirt.

Setzen wir den Nährlösungen Chlornatrium zu, so können allerdings tiefere Schichten durch die Salzsäure gelöst werden, indessen lässt es sich dann schwer bestimmen, wie weit die eine oder andere Säure hierbei betheiligt ist. Immer war bei Zusatz von Chlornatrium zu constatiren, dass die Calciumoxalatmengen bedeutend geringer waren.

Die Unlöslichkeit des Calciumoxalates im Wasser lässt es auch unwahrscheinlich erscheinen, dass bei dem Durchbohren von Kalklamellen durch Pilzfäden die Oxalsäure vorwiegend betheiligt ist. Es würde sich an den Hyphenspitzen eine unlösliche Schicht bilden, die denselben das weitere Vordringen unmöglich machte. Dann wird auch bekanntlich in der ersten Zeit der Vegetation, in welcher die Durchbohrung erfolgt, wenig oder keine Oxalsäure abgesondert,

wohl aber beträchtliche Mengen Kohlensäure, so dass die geringe Menge Kalk durch dieselbe sicherlich gelöst werden kann, welche erforderlich ist, um den Pilzhyphen den Weg durch die dünnen Lamellen zu bahnen.

Folgerungen aus den gewonnenen Resultaten.

Zum Schluss möchte ich noch einmal in wenigen Worten die Ergebnisse meiner Untersuchungen zusammenfassen, um im Anschluss hieran zu prüfen, wieweit die Vorgänge in der Natur mit den gewonnenen Resultaten im Einklang stehen oder welche Schlüsse sich etwa aus denselben ziehen lassen.

Wir haben gesehen, dass Fadenpilze in festes Kalksubstrat verschiedener Art eindringen können, sobald sich in demselben ein Reizmittel befindet, das anziehend auf sie einwirkt. Dies erfolgt natürlich um so rascher, je stärker die Reizwirkungen sind. Injicirten wir daher das Substrat künstlich mit Zuckerlösung, so wurden dünne Lamellen sehr bald durchbohrt. In den meisten Kalkgebilden sind aber Nährstoffe für Pilze enthalten, die anziehend auf sie einwirken, sodass sie, wenn sie genügend Nahrung finden, in dieselben eindringen. Wie ich gezeigt habe, wird die Richtung des Wachsthums der Pilze durch chemische Reizmittel nur dann beeinflusst, wenn in denselben Concentrations-Differenzen vorhanden sind, oder durch die Pilze selbst hergestellt werden. Gerade deshalb sind die Nährstoffe gute Reizmittel, weil durch Aufzehren derselben beständig neue Concentrations-Differenzen geschaffen werden. Haben die Pilze an einer Stelle einen Theil des Nährstoffes aufgezehrt, so wirken wieder neue Reize von Stellen höherer Concentration ein, nach der dann das Wachsthum erfolgt. Diese chemotropische Reizbarkeit ist für die saprophytische resp. parasitische Ernährung deshalb von Bedeutung, weil die Pilze hierdurch immer nach der Nahrung hingelenkt werden.

Wir sehen, dass die Pilze im Knochen nicht den Kanälchen entlang wachsen, wie es zunächst anzunehmen wäre, sondern sie weichen von dem geebneten Wege ab und bohren sich in die harte Knochensubstanz, weil hier die Nährstoffe reichlicher aufgespeichert sind. Aehnliche Erscheinungen wurden an Zähnen beobachtet und auch bei Kalkflechten bohren sich die Hyphen der Flechtenpilze oft mitten durch die Kalkkrystalle. Auch für sie bildet, abgesehen von der Versorgung des ganzen Flechtenthallus mit Wasser, die

Ausnutzung gewisser Salze des Gesteins die Ursache ihrer Minierarbeit.

Eine andere Ursache können wir auch kaum für das Eindringen von Bakterien in Zähnen annehmen. Auch hier sind Concentrations-Differenzen entweder der organischen Stoffe oder der anorganischen Salze das Lockmittel für diese kleinen Organismen. Fast möchte ich aber die anorganischen Salze hierfür am meisten verantwortlich machen, da in den cariösen Höhlen in der Regel organische Speisereste in Mengen vorhanden sind. Unter dem Mikroskop können wir bei stärkerer Vergrösserung grosse Massen Bakterien an und in dem cariösen Zahnbein beobachten, so dass ein ähnliches Bild sich darbietet, als wenn man einen Magneten in Eisenfeilspähne getaucht hat.

Ausser der chemischen Reizbarkeit ist aber für das Eindringen der Pilze in Kalk Säurebildung erforderlich, und ich glaube, dass fast bei allen das Lösen des Kalkes vorwiegend durch die Kohlensäure bewirkt wird.

Bei den in Kalkskeletten niederer Thiere vorkommenden Pilzen macht Köllicker auf eine auffällige Erscheinung aufmerksam, dass diese nämlich in Schalen von Meeresbewohnern sehr häufig zu finden seien, selten dagegen in Schalen von Süsswassergeschöpfen. Ob und inwieweit hier Oxalsäure in Folge der ständigen Gegenwart von Chlornatrium beim Eindringen der Pilze betheiligt ist, kann ich nicht beurtheilen, es wäre aber einer näheren Untersuchung werth.

Am meisten scheint Köllicker hierbei die Frage zu interessiren, wohin wohl der gelöste Kalk aus den Schalen komme. Er ist der Ansicht, dass die Hyphen denselben aufnehmen und nach aussen schaffen. Mir ist dies nicht recht wahrscheinlich, vielmehr glaube ich, dass er zwischen Kalkwand und Hyphen nach aussen abfliesst, denn sicherlich werden die Hyphen von Wasser, wenn auch nur in geringer Menge, umspült. Wir sehen auch die gelösten Kalksalze aus tieferen Schichten des dichten Knochenknorpels nach aussen treten und ebenso wird durch das kohlensäurehaltige Blut der Kalk gerade in diejenigen Gegenden der Gefässterritorien gebracht, die nach allen Seiten hin am weitesten von den Gefässen entfernt sind. Ebenso muss der gelöste Kalk, wenn der Knorpel durch Knochen ersetzt wird, durch diese dichte Substanz treten.

Anders, glaube ich, liegt die Sache bei den Kalkflechten, die nicht so sehr vom Wasser umspült werden. Hier diffundirt der

gelöste Kalk wahrscheinlich durch den den Hyphenspitzen benachbarten Kalk und fällt hier wieder als kohlensaurer Kalk aus. Diese Diffusion erfolgt sicherlich eben so leicht, wie die der von mir bei den Durchwachsungsversuchen benutzten Zuckerlösung.

Zum Schluss ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geh. Rath Prof. Dr. Pfeffer meinen verbindlichsten Dank für die überaus freundliche Bereitwilligkeit auszusprechen, mit welcher derselbe mir bei meinen Untersuchungen rathend und helfend unermüdlich zur Seite gestanden hat.

Leipzig. Botanisches Institut.

Weitere Beobachtungen an *Chara fragilis* Desv.

Von

Bronisław Dębski.

Mit Tafel XI u. XII.

In einer früheren Mittheilung[1]) habe ich mich mit der Karyokinese von *Chara fragilis* beschäftigt. Ich habe damals unter anderem gefunden, dass bei dieser Pflanze während der Bildung der Spermatozoiden keine Reduction der Chromosomenzahl stattfindet. In Folge dessen habe ich mich seitdem bemüht, die Sache weiter zu verfolgen und namentlich festzustellen, ob, wie es zu erwarten war, auch die Bildung der Eizelle ohne Reduction der Chromosomenzahl vor sich geht, und an welcher Stelle bei der Keimung dieser Vorgang Platz greift, auch wollte ich die inneren Vorgänge bei der Befruchtung, die von De Bary[2]) nur den äusseren Erscheinungen nach festgestellt wurde, näher untersuchen. Ich hoffte dadurch einen Einblick in die näheren Verwandtschaftsverhältnisse der Characeen mit den Algen oder mit den Moosen zu gewinnen, und nahm mir namentlich vor, die Angaben Pringsheim's über die Homologie des Vorkeims der Characeen mit dem Moosprotonema betreffs ihrer Richtigkeit zu prüfen. Es gelang mir aber bis jetzt nur, die erste dieser Aufgaben, die Entwickelungsgeschichte der jungen Eizelle, zu erledigen; bei den beiden anderen stellten sich so bedeutende technische Schwierigkeiten[3])

---

1) Beobachtungen über Kerntheilung bei *Chara fragilis*. Jahrb. f. wiss. Botanik, 1897, Bd. XXX, p. 227—248, Taf. IX u. X und auch in „Bonner Cytologische Studien", 1897.

2) Monatsber. d. kgl. Akad. zu Berlin, Mai 1871, p. 227—239.

3) Die Membran der älteren Sporen lässt nämlich das Paraffin nicht durch, und der Inhalt (Stärke und Oel mit sehr geringer Menge von Protoplasma) will an dem Objectträger nicht haften. Bei den reifen Oosporen ist noch dazu die Membran viel härter als Paraffin, und die Oosporen werden beim Schneiden aus dem Paraffin herausgerissen.

entgegen, dass es mir bis jetzt nicht gelingen wollte, auch nur ein einziges wirklich brauchbares Präparat von den befruchteten oder keimenden Oosporen anzufertigen. Ich habe aber während dieser Untersuchungen und in den zu diesem Zwecke angefertigten Präparaten nebenbei mehrere Beobachtungen über andere Structurverhältnisse der Zellen von *Chara fragilis* gesammelt und möchte hier meine bisherigen Ergebnisse mittheilen. Ich werde hier also zuerst die Vorgänge im Innern der jungen Eizelle besprechen, dann einige Angaben zur Vervollständigung meiner früheren Beobachtungen über die Karyokinese in den Zellen der Vegetationspitze machen, später die Veränderungen, welche der Bau des Kernes in den älteren, sich nicht mehr theilenden Zellen erleidet, besprechen und endlich die Structurverhältnisse des Protoplasmas der *Chara*-Zellen mit einigen Worten berühren.

I. Die ersten Entwickelungsstadien der Eizelle [1]).

Die Eimutterzelle entsteht bekanntlich bei *Chara* aus der oberen und ältesten der peripherischen Zellen des Basilarknotens des Antheridiums dadurch, dass sich diese um die Zeit der Abgliederung der Antheridiummutterzelle von der Stielzelle des Antheridiums emporwölbt und eine halblinsenförmige Zelle am Scheitel abgiebt. Von den zwei auf diese Weise entstandenen Segmentzellen theilt sich bald die untere durch eine der früheren parallele Wand in eine basale Internodialzelle, die Stielzelle des Oogoniums (Fig. 1*d*, Taf. XI), und eine obere, Knotenzelle, aus welcher die Berindung der Eizelle hervorgeht. Die obere Segmentzelle, die sogenannte Endzelle, ist die Eimutterzelle. Sie ist zuerst mehr oder weniger halbkugelig gewölbt, aber im ganzen ziemlich flach (Fig. 1, Taf. XI) und unterscheidet sich noch in keiner Weise von den anderen embryonalen Zellen. Um den mit feinem und sehr dichtem Chromatingerüst versehenen Kern befinden sich noch vielfach einige kleine Vacuolen [2]), und das Plasma zeigt einen ziemlich gross-

---

1) Vergl. auch die betreffenden Angaben bei Schottländer. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 6, p. 292—293 und Taf. V.

2) Darauf beziehen sich wahrscheinlich auch die Vacuolen in der Abbildung dieses Stadiums (Fig. 46, Taf. V) bei Schottländer und nicht auf Schrumpfungen des Plasmas beim Fixiren, wie Schottländer (p. 292) vermuthet. Ich habe wenigstens solche Bilder als ganz normale gefunden in Präparaten, wo keine Schrumpfungen

maschigen Wabenbau. Der Nucleolus ist gross und zeigt im Innern einige grosse Vacuolen. Im Plasma finden sich vielfach eben solche rothe Körperchen[1]), wie in den jungen vegetativen Zellen, sonst aber keine Einschlüsse. Bald nachdem die unter der Endzelle gelegene Knotenzelle sich in eine centrale und fünf peripherische Zellen getheilt und das Antheridium das dreischichtige (24zellige) Stadium erreicht hat, fängt die Endzelle an sich in die Länge zu strecken, ohne aber dabei in die Quere zu wachsen, so dass sie allmählich die Form eines langgestreckten, am Scheitel abgerundeten Cylinders annimmt. Sie füllt sich gleichzeitig immer mehr mit Plasma; die Vacuolen verschwinden allmählich, und das Plasma wird immer dichter und feinmaschiger. Gleichzeitig wird die Endzelle von den sich noch rascher streckenden Hüllzellen umwachsen. Nachdem die Hüllzellen sich über der Endzelle zusammengeschlossen und sich noch zuvor jede in zwei übereinander gelagerte Zellen getheilt haben (von welchen die unteren, meist zuerst kürzeren, zu Hüllschläuchen werden, während die oberen, zunächst noch grösseren, das Krönchen bilden), und während im Antheridium die einfachen Köpfchenzellen sich zu theilen[2]) und bald die secundären Köpfchen und die Faden zu sprossen beginnen, schreitet die jetzt schon bedeutend vergrösserte Endzelle zur Abgliederung der Wendezelle (Fig. 2, Taf. XI) und wird auf diese Weise zur definitiven Eizelle[3]).

Nachdem ich festgestellt habe, dass in den Antheridien von *Chara* die Bildung von Spermatozoiden ohne Reduction der Zahl

---

sonst zu finden waren, und dazu bleibt bei solchen Schrumpfungen bei *Chara* nach meiner Erfahrung die Kernmembran niemals im Zusammenhang mit dem Kerngerüst, sondern folgt dem Plasma, während hier nach der Abbildung und ausdrücklichen Bemerkungen des Verfassers die Kernmembran dem Kerngerüst anliegt.

1) Schottländer bildet solche auch ab (Fig. 46, Taf. V) und betrachtet sie (p. 292) als Leukoplasten. Ich konnte aber keine Beziehungen zwischen diesen Körpern und der Stärkebildung finden und fand sie hier wie auch in vegetativen Zellen während der Stärkebildung und bei Bildung des Chlorophylls ganz unverändert. Dabei liegen sie in der Eizelle immer in der Nähe des Kerns und die Stärkebildung zeigt sich immer zuerst an der Peripherie der Zelle. — Einzelne von diesen Körpern hat Schottländer auch als Centrosomen bezeichnet.

2) Bekanntlich theilen sich bei *Chara fragilis* die Köpfchenzellen zunächst in 2—3 Zellen, welche erst die secundären Köpfchen erzeugen.

3) Ich muss hier noch bemerken, dass, wie es auch De Bary gefunden hat, die Antheridien und Oogonien der oberen (näher der Spitze gelegenen) Knoten immer weiter vorgeschritten sind als die der unteren Knoten desselben Blattes, die Entwickelung also in basipetaler Folge stattfindet.

der Chromosomen in den Kernen stattfindet, war für mich besonders wichtig festzustellen, ob sich auch die Oospore ähnlich verhält. Bei den Fäden der Antheridien ist man nämlich niemals ganz sicher, ob die betreffende Kerntheilung wirklich die letzte ist, ob also wirklich weitere Theilungsschritte, die noch mit der Reduction der Chromosomen verknüpft sein könnten, ausgeschlossen sind. Man kann nur auf Grund der Uebereinstimmung der Fadendicke, der Längendurchmesser der Zellen und der Dimensionen der Antheridien bei dem betreffenden Theilungsschritt und bei den ersten unzweifelhaften Anfängen der Spermatozoidenentwickelung dies mit ziemlich grosser Wahrscheinlichkeit schliessen, aber ganz absolute Sicherheit konnte man nicht erlangen. Bei den Oosporen jedoch konnte diese Reduction nur vor oder bei der Bildung der Wendezelle stattfinden, und dieses Stadium ist immer leicht von den anderen zu unterscheiden. Ich war also bemüht, die Oospore auf diesem Stadium während der Karyokinese zu treffen, und ist es mir auch nach vergeblichem Schneiden von mehr als 100 kräftigen und rasch wachsenden, fertilen Vegetationspitzen, schliesslich gelungen, eine solche Theilung zu finden (Fig. 2—3, Taf. XI). Es ist dies ein Längsschnitt durch die Eimutterzelle, deren Kern im Anfangsstadium der Metakinese stand. Die Tochterchromosomen sind U-förmig; die Scheitel der Schleifen sind schon alle getrennt, und es hängen nur noch die Enden der meisten Tochterchromosomen zusammen. Die Chromosomen fanden sich auf drei Schnitten von 10 μ Dicke vertheilt, aber auf den beiden peripherischen Schnitten waren (Fig. 3*a* und *f*, Taf. XI) nur vereinzelte Chromosomen zu constatiren und der bei weitem überwiegende Theil fand sich im mittleren Schnitt. Es war aber mit Hilfe eines starken Oculares (Nr. 12 und 18 von Zeiss) nicht allzu schwer, mehrere Ebenen im Präparate optisch zu isoliren (Fig. 3*b*—3*e*, Taf. XI) und ganz sicher festzustellen, dass es hier mindestens 15 ganz klar zu unterscheidende, im Flächenansicht erscheinende, noch zusammenhängende Chromosomen-Paare giebt, und wenn man noch die in Profilstellung befindliche und die nicht zusammenhängenden und also nicht so sicher zu beurtheilenden Chromosomen ferner noch die Bruchstücke mit berücksichtigt, so kann man mit ziemlicher Sicherheit 21 bis 24 Chromosomen unterscheiden. Da ich aber in meiner früheren Mittheilung, wie ich wenigstens meine, ziemlich sicher festgestellt habe[1]),

1) Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, p. 240 und Fig. 17—18, 21—22, 27, Taf. IX.

dass in den vegetativen Kernen von *Chara* 24 Chromosomen vorhanden sind, so ist hier jedenfalls eine Reduction auf die Hälfte ausgeschlossen, denn 15 Chromosomen sind hier ohne jede Möglichkeit einer Täuschung zu sehen, und es bleiben dann noch mehrere lose Stücke und viele weniger deutliche, weil dicht zusammenliegende oder im Profil sich zeigende Chromosomen übrig. Ich habe auch entsprechende Seitenansichten von Kerntheilungen in vegetativen Zellen verglichen und bin dadurch zur Gewissheit gelangt, dass eine Reduction auf die Hälfte ausgeschlossen ist.

Die Wendezelle wird hier, bei *Chara*, bekanntlich nur in der Einzahl und basal gebildet, so dass der Eikern bis zu der Befruchtung keine Theilung mehr erfährt. Die Wendezelle wird hier nur als eine kleine, flache, basale Portion der Eimutterzelle abgegliedert (Fig. 4, 5, 6, Taf. XI) und bleibt hier bekanntlich auch an der befruchteten Oospore fast bis zu deren völligen Reife erhalten, verändert aber dabei ihr ursprüngliches Volumen nicht und ihre Gestalt nur passiv, in Folge von Formveränderungen der Eizelle. Sie bleibt immer dicht von Protoplasma erfüllt und zeigt einen kleinen runden, später scheibenförmig abgeplatteten Kern mit dichtem Chromatingerüst und gewöhnlich einem, seltener mehreren, kleinen Nucleolen [1]). Die Zelle selbst ist so klein, dass dieser kleine Kern den grösseren Theil des Raumes beansprucht.

Die Eizelle zeigt bald nach der Abgliederung der Wendezelle (Fig. 4, Taf. XI) einen in seiner unteren Hälfte gelagerten, sehr grossen Kern mit grossmaschigem Chromatingerüst und zwei bis drei grossen, aber auch sehr vacuolenreichen Nucleolen. Im Plasma sind auch noch jetzt keine anderen Einschlüsse, als die schon früher erwähnten, nucleolenartigen rothen Körper zu bemerken. In älteren Stadien wird das Kerngerüst ein wenig kleinmaschiger, an Stelle der 2 — 3 Nucleolen sieht man nur einen grösseren, der aber nur aus einer dünnen Hülle (die auch noch viele winzige Vacuolen zeigt) und einer oder mehreren grossen centralen Vacuolen besteht (Fig. 5, 6, 7, Taf. XI) Im Plasma treten, bald nachdem die Zahl der Nucleolen auf eins reducirt ist (Fig. 5), an mehreren Stellen zerstreute Gruppen von Fetttröpfchen, die sich mit Osmiumsäure schwarz färben. Jetzt fängt der Kern an aus seiner bisherigen

1) Die Angaben Overton's (Botan. Centralbl., Bd. 44, No. 2), dass die Kerne der Wende-, der Knoten- und der Stielzelle keine Nucleolen enthalten, sind sicher unrichtig. Die von ihm in diesen Kernen erwähnten „einzelnen grösseren Chromatinkörner" sind eben Nucleolen.

Lage im dritten (von dem Scheitel an gerechnet) Viertel des Längsdurchmessers der Eizelle (Fig. 4, 5) immer näher und näher an die Basis zu rücken, so dass er diese schliesslich fast berührt (Fig. 6, 7). Gleichzeitig treten aber im Plasma immer neue Fetttröpfchen auf, die alten nehmen immer mehr an Grösse zu, so dass bald die Eizelle (in mit Osmium fixirten Präparaten) bei schwächerer Vergrösserung fast ganz schwarz erscheint. Nur eine kleine flache apicale Portion der Eizelle bleibt davon unberührt, dass ist der spätere sogenannte Empfängnissfleck. Im Antheridium spielen sich jetzt die letzten Theilungen in den Fäden ab.

Bis jetzt hat sich die Eizelle nur immer mehr in die Länge gestreckt, und jetzt (Fig. 6) schon ungefähr die Hälfte ihrer definitiven Länge erreicht, während ihr Querdurchmesser fast unverändert blieb (vergl. Fig. 1 mit Fig. 6, Taf. XI). Jetzt beginnt die Eizelle allmählich auch anzuschwellen und ihrer definitiven ellipsoidischen Gestalt sich zu nähern, und gleichzeitig tritt in ihrer Peripherie eine Lage kleiner, flacher, elliptischer Stärkekörnchen auf (Fig. 7, Taf. XI). Sie treten immer zuerst ausschliesslich in einer ganz peripherischen Lage auf, was mir darauf hinzudeuten scheint, dass sich dort wohl schon früher eine Lage von Leukoplasten, wahrscheinlich als Rest einer sich nicht mehr weiter entwickelnden Chlorophyllschichtanlage, gebildet hat, wenn ich auch eine solche in früheren Stadien nicht nachweisen konnte, was mir aber auch bei der Anlage der Chlorophyllschicht in den vegetativen Zellen nicht gelingen wollte. Die Stärkekörnchen zeigen sich in diesem Stadium immer nur als ziemlich grosse, elliptische, aber nur ganz dünne Scheibchen, welche erst später ihre ellipsoidale Gestalt erreichen.

Bald sind aber auch im Innern des Plasmas Stärkekörner zu finden, indem die einen erst dort gebildet werden (es sind dort auch ganz winzige zu finden), andere dorthin wahrscheinlich von der Peripherie aus gelangen (Fig. 7, Taf. XI).

Um diese Zeit beginnt wahrscheinlich auch die Verkorkung (oder eine andere ähnliche Veränderung) der Eizellenmembran, denn, während bis jetzt es ziemlich leicht war, die Eizellen mit Paraffin ganz vorzüglich zu durchtränken und auch ganz gut Schnitte zu bekommen, will dies von diesem Stadium an nicht mehr gelingen, so dass ich bis jetzt hier abbrechen muss. Ich komme aber hoffentlich in einer späteren Arbeit über die Befruchtung bei *Chara* darauf noch zurück.

Ueber die anderen Zellen des Oogoniums habe ich nur noch Weniges zu bemerken. Die Stielzelle gleicht im grossen und ganzen fast vollständig einem Basalinternodium eines Blättchens. Sie hat einen mehr oder weniger runden, grossen Kern, welcher gewöhnlich mit einigen unregelmässigen Nucleolen versehen und von mehreren ziemlich grossen Vacuolen umgeben ist. An der Peripherie der Zelle liegt eine Schicht Chlorophyllkörner, welche gewöhnlich reich an Stärke sind. — Die Centralzelle des Oogoniumknotens verändert ihre Gestalt nicht und ist dicht mit Plasma erfüllt, in welchem gewöhnlich einige nucleolenartige Körper, häufig einige winzige Fetttröpfchen und ein kleiner, runder, gewöhnlich einige winzige Nucleolen einschliessender und mit ganz feinem Chromatingerüst versehener Kern liegt. — Die Hüllzellen gleichen in ihrem Bau fast ganz den Internodialzellen, nur dass ihre Kerne sich nicht fragmentiren, die Chlorophyllkörner gewöhnlich eine natürliche rothe Farbe annehmen und niemals Stärke enthalten. Ihre Kerne sind von Anfang an sehr gross (Fig. 2, 4, Taf. XI), liegen immer basal und zeigen dieselben Veränderungen in der Gestalt der Nucleolen, die ich später bei den Internodialkernen besprechen will. In älteren Zellen strecken sie sich in die Länge, und krümmen sich entsprechend den Windungen der Zelle. Sie liegen dann auch immer im basalen Theile der Zelle und machen ungefähr $^1/_5$ einer Windung mit. Ihr innerer Bau gleicht ganz dem der jüngeren sich fragmentirenden Internodialkerne. Das Plasma zeigt schon sehr früh mehrere Vacuolen, welche bald[1]) zu einer grossen centralen Vacuole verschmelzen, so dass das Plasma nur auf einen dünnen Wandbeleg reducirt wird. Im Plasma finden sich, wie auch in den Internodialzellen ganz dieselben radiär verzweigten, sich stark mit Safranin färbenden Körper (Fig. 5, Taf. XI). — Die Krönchenzellen sind ähnlich gebaut wie die Hüllschläuche, nur dass ihre Kerne viel kleiner und rund bleiben (Fig. 4, 5, Taf. XI); ihre Membran ist immer stärker verdickt (besonders ist sie im oberen Rande nicht selten 4—5 mal dicker), als an den Hüllschläuchen.

---

1) Zu der Zeit des Beginns der Fettbildung in der Eizelle und der Spiralkrümmung der Hüllschläuche.



II. Die Bildung der Spindel und der Zellplatte bei der Karyokinese in den vegetativen Zellen.

In meiner früheren Mittheilung[1]) war ich bei der Beschreibung der Karyokinese in den vegetativen Zellen nicht im Stande nähere Angaben über die Bildung der Spindel und der Zellplatte zu machen. Jetzt ist es mir gelungen, gut gefärbte Bilder der betreffenden Stadien in einem Präparate zu finden, welches ich im Sommer 1896 nach der Methode von Mottier[2]) nur sehr kurz mit Gentiana gefärbt und dann mit sehr verdünntem Orange ausgewaschen habe. Gleich nach seiner Herstellung war es noch immer stark mit Gentiana überfärbt, so dass ich es nicht benutzen konnte und es nur wegen der vielen Karyokinesen, welche es zeigte, aufbewahrte. Ich war nun nicht wenig überrascht, in ihm nach einem Jahre die schönsten Bilder zu finden, denn die Ueberfärbung durch Gentiana-Violett war während dieser Zeit verschwunden, und das Plasma hellbraun, die Spindelfasern blau geworden. Ich finde nun in diesem Präparat, dass sich in den Stadien des Spirems, die den Fig. 4—9 meiner früheren Arbeit entsprechen, um den Kern eine sehr dünne Hülle von blau gefärbtem Plasma zu sehen ist, die aber auch in den späteren Stadien (z. B. im Stadium der Fig. 9 meiner früheren Arbeit) so dünn ist (nur 2—3 Mal dicker als die Kernmembran), dass sich keine Structur in ihr finden lässt. An diese blaue Hülle grenzen unmittelbar und scharf die Waben des gewöhnlichen Plasmas. Bei der Bildung des Asters wird die Kernmembran zuerst an den Polen der zukünftigen Spindel aufgelöst und bleibt noch eine Weile an den Seiten erhalten (Fig. 8, Taf. XI). Im Innern der Kernhöhle sind jetzt die Chromosomen durch mehrere sich kreuzende Fasern verbunden. Die Waben des Plasmas grenzen noch dicht an die Kernmembranen an. Erst nachdem die Kernmembran vollständig aufgelöst ist, findet man um die frühere Kernhöhle, wo sich jetzt ein Knäuel von Chromosomen befindet, eine Strahlung von nach allen Seiten verlaufenden und sich häufig kreuzenden blauen Fasern, während das hellbraune wabige Plasma an die Peripherie gedrängt ist (Fig. 9). Wie aus dieser Strahlung die Spindel entsteht, vermochte ich noch nicht mit Sicherheit zu ermitteln, jedoch scheint es, wenigstens nach solchen

1) Jahrb. f. wiss. Botanik, 1897, Bd. XXX.

2) l. c., p. 170.

Bildern, wie meine Fig. 12 und 16 aus dem Jahre 1897, zu urtheilen, dass sie bei *Chara* zuerst mehrpolig und erst später zweipolig wird.

Wir sehen also, dass auch in der Bildung der Spindel *Chara* sich den höheren Pflanzen mehr, als den Algen anschliesst. Dasselbe finden wir, wie das schon im Jahre 1880 Treub nachgewiesen hat, auch bei der Zellplattenbildung. Zacharias [1]) hat angegeben, dass bei *Chara* die Zellplatte aus Körnern gebildet wird, die aus dem Plasma zwischen die Verbindungsfäden hineinwandern und zwischen diesen gelagert sind. Was wirklich Zacharias damit gemeint hat und was er gesehen hat, ist freilich ziemlich schwer zu ermitteln, denn er giebt keine diesbezüglichen Abbildungen, sondern stellt nur die Structur des Plasma einer ruhenden Rhizoidzelle von *Chara* dar; das Zellplattenstadium bildet er nur für eine Pollenmutterzelle von Liliaceen ab. Es wäre nämlich wichtig, zu wissen, ob die Kerne in dem betreffenden Stadium im Diaster und Dispirem sich befanden oder ob die Tochterkerne sich schon mit Kernmembran umhüllt hatten, denn nur im letzteren Falle hätten wir es mit Zellplattenstadium zu thun, im ersten aber hätte Zacharias nur Bilder, wie die Fig. 23 und 24 meiner vorigen Abhandlung, gesehen und sie unrichtig als Zellplatte aufgefasst. Dann freilich wären seine Beobachtungen theilweise richtig, während im ersten Falle ich ihnen mit aller Sicherheit entgegentreten kann, erhielt ich doch Präparate, an welchen (Fig. 10, Taf. XI) gar kein Zweifel möglich ist, dass die die Zellplatte zusammensetzenden Körnchen aus Verdickungen der Verbindungsfasern entstehen und erst nachträglich miteinander verschmelzen. Es ist auch leicht zu constatiren, dass die Bildung dieser Verdickungen zuerst an den centralen Fasern beginnt und erst allmählich nach der Peripherie zu fortschreitet (Fig. 10). Die Körnchen sind abgeplattet und zwar so, dass ihr grösster Durchmesser senkrecht zu den Spindelfasern steht. Es sind aber solche deutliche Präparate nur sehr schwer zu bekommen, denn gewöhnlich ist die ganze Region der Zellplattenbildung von einer sich sehr stark mit Gentiana tingirenden Substanz [2]) erfüllt, in welcher

1) Botan. Zeitung 1888, p. 53—54. Vergl. über die Zellplattenbildung bei *Chara* auch Strasburger (Zellbildung und Zelltheilung, 1880, p. 194—195; Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 21, 1882, p. 523) und Treub (Archives de biologie, Bd. 1, 1880, p. 402—403, Fig. 12—15).

2) Man sieht einen solchen Klumpen auch in der Fig. 10.

höchstens die Zellplatte, und auch diese nicht immer deutlich, durchschimmert, die Verbindungsfasern aber gar nicht zu verfolgen sind. Ob diese Substanz zur Bildung der Membran oder der Hautschicht verwandt wird, kann ich nicht sagen.

Bei der Bildung der ersten peripherischen Zelle des Blattknotens ist ein eigenthümlicher Vorgang zu bemerken (Fig. 10). Die Zellplatte wird nämlich in der Mitte von Verbindungsfäden gebildet, welche nur von einem der Tochterkerne, dem Kern dieser peripherischen Zelle, ausstrahlen, während der andere Tochterkern, der Kern der Knotenzelle, scheinbar nichts damit zu thun hat, vielleicht aus Mangel an Zeit, denn er muss noch rasch nacheinander alle anderen peripherischen Zellen abgliedern[1]). Ich habe ein solches Verhalten in beiden Fällen, wo ich das betreffende Stadium vorfand, beobachtet und zwar mit solcher Deutlichkeit, dass kein Zweifel möglich war, während bei der Abgliederung der vierten und der folgenden peripherischen Zellen und bei den meisten anderen Theilungen anderer Zellen sicher beide Tochterkerne gleichmässig mitwirken. Ob solche Vorkommnisse weiter verbreitet sind, ob sie namentlich auch im Stengelknoten und vielleicht noch bei der Abgliederung der zweiten und dritten peripherischen Zelle im Blattknoten zu finden sind, kann ich nicht entscheiden, da mir die betreffenden Stadien fehlen.

Nachdem die Verdickungen der Verbindungsfasern miteinander seitlich zu einer Zellplatte zusammen geschmolzen sind, und diese bis an die alte Zellwand sich ausgedehnt hat, stellt sie eine tief blaue (oder, in stärker mit Orange ausgewaschenen Präparaten, eine helle, fast farblose) Platte vor, welche jetzt beide Zellen von einander trennt. Sie scheint aber keinen festeren Zusammenhang mit der Zellwand zu haben, denn bei der geringsten bei der Präparation eintretenden Plasmolyse löst sie sich ganz von der Zellwand ab. In solchen Fällen bemerkt man auch, dass die Zellplatte wahrscheinlich ein etwas festeres und dichteres Gefüge haben muss, als das übrige Protoplasma, denn (Fig. 11) man sieht dann immer ihre Enden über die Umrisse der Zelle ein wenig hervorragen, als ob die Zellplatte einen Widerstand der Contraction der Hautschicht entgegensetzte (Fig. 11). — Schon vor dem Beginn der

1) Ich habe schon in meiner früheren Arbeit (p. 244) mitgetheilt, dass bei dieser Theilung der centrale Kern viel früher als der peripherische zur Ruhe kommt. Vielleicht hängen beide Vorgänge irgendwie zusammen.

Zellplattenbildung sieht man, dass das Cytoplasma zwischen die Verbindungsfäden eingedrungen ist und man bemerkt seine Waben zwischen den Fasern (Fig. 10). Jetzt beginnen diese Waben besonders an der Stelle, wo die Verbindungsfäden an die Kernmembran ansetzen, immer deutlicher hervorzutreten, während die Verbindungsfäden ihren Zusammenhang mit den Kernen allmählich mehr und mehr verlieren und nur zu beiden Seiten der Zellplatte in das Plasma strahlen (Fig. 11, Taf. XI). Schliesslich schwinden sie allmählich und werden wahrscheinlich in die Zellplatte eingezogen, denn sie bleiben ziemlich deutlich und werden nur immer kürzer. Die Zellmembran erscheint noch viel früher, wenn die Verbindungsfäden noch ziemlich deutlich und lang sind, zuerst als ein heller Streifen, welcher die blaue[1]) Zellplatte der Länge nach halbirt und vielleicht von der Peripherie aus beginnt, denn immer ist er dort deutlicher und deshalb auch früher zu sehen, was aber auch rein technische Ursachen haben kann (es entstehen dort gewöhnlich schwache Spalten in Folge der Plasmolyse bei der Präparation, was die Beobachtung der jungen Zellwand erleichtert). Wenn die junge Zellwand noch eine kaum messbare Dicke hat und viel dünner ist, als jede der beiden neuen Hautschichten, so dass sie nur mit Mühe und nur am Rande[2]) selbt bei der stärksten Vergrösserung zu bemerken ist, spalten sich bei der Plasmolyse immer die beiden Hautschichten von einander (oder von der jungen Zellwand) ganz glatt ab, während früher immer beide Tochterzellen im Zusammenhang blieben.

III. Veränderungen der Zellkerne in den sich nicht mehr theilenden Zellen.

Ich habe schon in meiner früheren Arbeit (p. 243) einige Bemerkungen über die Veränderungen in der Gestalt der Nucleolen bei den Zellkernen der sich nicht mehr theilenden Zellen gemacht und beabsichtige jetzt, mich mit diesen Veränderungen der Zellkerne, wie auch mit ihrer Fragmentation hier näher zu beschäftigen. —

1) Die Präparate waren sehr stark mit Gentiana gefärbt.

2) Im weiteren Verlaufe legt sie sich immer einer der Hautschichten an und wird ganz unsichtbar, denn sie färbt sich auf diesem Stadium nur sehr schwach.

Die ruhenden Kerne der Zellen an der Vegetationsspitze zeigen ein ziemlich grossmaschiges und deutliches Chromatingerüst und gewöhnlich 1 selten 2—3 grosse mehr oder weniger central gelegene und in ihrer Mitte mit mehreren grossen Vacuolen versehene runde Kernkörperchen. Wenn nun die Zelle schon ihre definitive, durch den Bauplan der *Chara*-Pflanze hier, wie wohl sonst nur äusserst selten im Pflanzenreiche, festbedingte Bestimmung erreicht hat und in keine Theilungen mehr einzugehen braucht, so sehen wir, dass, nachdem der Zellkern nach der Theilung und nach der Ausbildung der die Tochterzellen trennenden Scheidewand die oben kurz charakterisirte Structur erreicht und sie einige Zeit beibehalten hat, der Nucleolus allmählich an die Peripherie[1]) zu wandern (Fig. 25) und dabei seine runde Gestalt in eine elliptische zu verwandeln beginnt. Nachdem er die Peripherie so weit erreicht hat, dass er gewöhnlich ganz an die Kernmembran angrenzt, beginnt er sich unter langsamer Rückbildung seiner Vacuolen immer mehr in zwei entgegengesetzten, seltener nur in einer Richtung zu strecken (Fig. 14, Taf. XI), so dass er alsbald ganz sichelförmig wird und schliesslich seine beiden Enden sich begegnen und aneinander vorbei wachsen, eine Art Ring darstellend (Fig. 14—17, Taf. XI), der aber nicht in einer Ebene liegt, sondern eine Windung einer Schraube darstellt.

Schon früher hat der Nucleolus auch begonnen an verschiedenen Stellen verschieden gerichtete seitliche Fortsätze zu treiben und setzt dies jetzt noch immer weiter fort [Fig. 16—17, Taf. XI][2]). Während dieser Vorgänge werden aber die einzelnen Stellen des Nucleolus nicht alle gleich dick, sondern es werden einige Stellen dünner, andere wieder viel dicker. Diese Gegensätze verschärfen

1) Gewöhnlich begiebt er sich zum einen Ende des stärksten Längendurchmessers des Kerns.

2) Zacharias (Ueber den Nucleolus. Botan. Zeitung 1885, p. 10 des Sep.-Abdr.) hat diese Veränderungen der Gestalt des Nucleolus an Zellkernen der Rhizoiden von *Chara* im Leben direct verfolgt. Sie sollen nach 14 Stunden aus kugelrunder Gestalt in verästelte Gebilde (wie ungefähr Fig. 17, Taf. XI) nach 2 Tagen in zusammenhanglose Körper übergehen. Johow (Botan. Zeitung 1881, p. 738) giebt nur Abbildungen (seine Fig. 12—22) der verschiedenen Gestalten der Nucleolen (bei ihm „Chromatinkörper") in den Kernen älterer Zellen und bei der Fragmentation der Internodialkerne, ohne aber den genetischen Zusammenhang der Formen untereinander zu berühren. Kaiser (Botan. Zeitung 1896, p. 68) giebt auch solche in die Länge gezogene, gekrümmte und verzweigte Nucleolen an, sagt aber nichts über deren Bedeutung und Zusammenhang.

sich immer mehr, so dass schliesslich der Nucleolus aus mehreren dicken Stäbchen und Körpern besteht, welche durch dünne, fadenförmige Strecken miteinander verbunden sind (Fig. 17, Taf. XI). Dies führt im weiteren Verlaufe dazu, dass einige dieser dünneren Stellen zerreissen und der Nucleolus in einige, dann immer zahlreichere Stücke zerfällt und der Kern schliesslich mehrere Nucleolen von den verschiedensten Gestalten enthält (Fig. 19, 20, 21, Taf. XI). Kürzere und längere, vielfach in verschiedener Weise gekrümmte und mit verschiedenen Fortsätzen versehene Stäbchen und eckige, abgerundete, kugelige und gelappte Körper von verschiedener Grösse kommen meistens gleichzeitig vor. Wenn der Kern langgestreckt ist, was in allen einigermassen längeren Zellen das gewöhnliche Verhalten ist, so sind die Stäbchen fast immer in der Längsrichtung des Kernes gerichtet und die Körnchen liegen häufig in ähnlich gerichteten Reihen, wahrscheinlich in Folge ihres Ursprungs aus solchen Stäbchen. Ich muss noch bemerken, dass höchst wahrscheinlich auch diese Theilstücke des ursprünglichen Nucleolus auch im Stande sind zu wachsen, ihre Gestalt zu verändern, Fortsätze zu treiben, und in Stücke zu zerfallen[1]), wenigstens sind die verschiedenen Gestalten, die Veränderungen und die schliesslich enorme Steigerung der gesammten Masse der Nucleolen, z. B. in allen den vielen fragmentirten Zellkernen einer grossen Internodialzelle zusammen, kaum auf andere Weise zu erklären[2]). In alten Zellen endigen diese Theilungen der Nucleolenfragmente immer darin, dass sie in lauter kleine rundliche Körner zerfallen, so dass die Zellkerne solcher Zellen immer sehr zahlreiche winzige Nucleolen enthalten.

Schon während der Wanderung und Streckung des Nucleolus

---

1) Die Veränderungen und ersten Fragmentirungen des ursprünglichen einzigen (oder selten zweier) Nucleolus sind sehr leicht und sicher als solche zu constatiren, denn aus der Lage der Zelle kann man das relative Alter jedes Zellkernes desselben Quirles leicht und sicher bestimmen, auch das verschiedener Quirle aus ihrer Gesammtausbildung, und so leicht ganz lückenlose und sichere Reihen construiren. Man bekommt gewöhnlich schon in einem einzigen Quirl lückenlose Serien gewisser Veränderungen, denn die einzelnen Blätter sind nicht desselben Alters, sondern die von der Zweigknospe mehr entfernten immer jünger, und in jedem Blatt ist jeder obere Abschnitt immer ein wenig weiter fortgeschritten als der nächst untere.

2) Mit der Frage, ob die vielen Nucleolen in den älteren grossen Kernen durch Theilung von schon früher vorhandenen oder durch Neubildung entstehen, haben sich schon Schmitz (1880, p. 16) und Johow (Botan. Zeitung 1881, p. 742) beschäftigt, welche auch zu demselben Resultat gelangten.



wird auch das Chromatingerüst[1]) feinmaschiger und beginnt sich stärker zu färben. Gleichzeitig zeigt es eine eigenthümliche Empfindlichkeit gegen die Reagentien, namentlich eine sehr starke Neigung zu schrumpfen und sich von der Kernmembran, die diese Schrumpfung nicht mitmacht, abzulösen[2]). Alle die Figuren 14 bis 18, Taf. XI und Fig. 25, Taf. XII sind nach solchen geschrumpften Kernen ohne Kernmembran gezeichnet; aber diese Schrumpfung reicht bei weitem nicht aus, um die ganze Kleinmaschigkeit und starke Färbung des Kerngerüstes nur als eine Folge davon erscheinen zu lassen, sie kann nur dazu beitragen, diese Erscheinungen noch deutlicher zu machen. Erst zur Zeit des Zerfalls des Nucleolus in Theilstücke beginnt das Chromatingerüst wieder resistenter und gleichzeitig grossmaschiger zu werden (Fig. 20, Taf. XI). Während aber früher das Gerüst aus dickeren Klümpchen, die durch feine Fäden zu einem Netze miteinander verbunden waren, zusammengesetzt war, zeigt es sich jetzt viel gleichmässiger gebaut, als ein Netz aus blasser homogenen und überall fast gleichmässig dicken Fäden mit nur schwach entwickelten Knotenverdickungen (Fig. 20—24). — Während der ersten Stadien des Zerfalls des Nucleolus beginnt in vielen Zellen (in allen, welche sich stärker in die Länge strecken) auch der Kern eine langgestreckte Gestalt anzunehmen und kann schliesslich wurstförmig werden, Lappen und Fortsätze treiben und schliesslich selbst in mehrere Stücke zerfallen, das heisst sich direct theilen[3]).

Diese Veränderungen machen alle Zellen durch; nur die Eizellen, die Spermatozoidmutterzellen und gewisse Zellen der Stengelknoten ausgenommen, auf welche ich noch weiter unten zurückkommen werde; und zwar die einen früher, die anderen später, je nach der durch ihre Lage bedingten Zeit ihrer letzten Theilung. Nur darin findet sich ein Unterschied, dass je nach ihrer Beschaffenheit und Lage, die einen Zellen die Veränderungen der

---

1) Wenn Schmitz (1880, p. 16) bemerkt, dass ältere Kerne von *Chara* kein Chromatingerüst enthalten, so ist dies nur durch die Anwendung ziemlich schwacher Vergrösserungen erklärlich.

2) Diese Schrumpfungen sind schon Schmitz aufgefallen. Vergl. Schmitz (1879, p. 24).

3) Dieser Vorgang wurde zuerst von Schmitz (1879, p. 25) beschrieben. Ueber den äusseren Gang der Zertheilung des Kernes und die daraus resultirenden mannigfaltigen Gestalten der Kerne vergl. Schmitz (p. 25), Johow (Botan. Zeitung 1881, p. 738—739 und Taf. VII, Fig. 40—61) und Kaiser (Botan. Zeitung 1896, p. 75 und Taf. II).

Nucleolen und Zellkerne bis zu ihren extremen Stadien führen, während die anderen Zellen, wieder je nach ihrer Lage in der Pflanze, auf einem früheren oder späteren Stadium ihre Veränderungen abschliessen.

So zeigen die Kerne der beiden centralen Zellen des Stengelknotens schon zur Zeit [1]), wo sich die Segmentzellen der dazu gehörigen Blätter in die Knoten- und Internodialzellen theilen, peripherische und schwach sichelförmig gekrümmte Nucleolen; und wenn die Blätter ihre Blättchen abgegliedert haben und Theilungen in den Basilarknoten der Blättchen stattfinden, um die Rinde der Blattinternodien zu liefern, so sind die Nucleolen in den entsprechenden Knotenzellen des Stengels schon in einige kleine stäbchenförmige Stücke zerfallen. Später werden diese Zellen durch die angrenzenden Internodialzellen stark zusammengedrückt und zeigen runde, ganz flach scheibenförmige Kerne mit einigen kleinen runden Nucleolen, die dadurch entstehen, dass die früheren stäbchenförmigen Fragmente des Nucleolus sich abzurunden beginnen und ganz kugelig werden.

Die Kerne der an diese Zellen angrenzenden Basalinternodien der Blätter zeigen erst zu Beginn der peripherischen Theilungen in den Blattknoten peripherisch gelegene und schwach gekrümmte, aber noch vacuolisirte Nucleolen. Während der Theilung dieser peripherischen Zellen, die zur Bildung der Blättchen führt, sind diese Nucleolen schon stark sichelförmig gekrümmt und vielfach verzweigt. Wenn die Blätter ihre Rindenröhrchen auszubilden beginnen, und diese erst ebenso lang, als dick geworden sind, so zeigen die Basalinternodien stark fragmentirte Nucleolen. Die Kerne sind zunächst noch ziemlich rund. Später strecken sie sich in die Länge, werden wurstförmig und fragmentiren sich vielfach in einige Stücke.

Von den übrigen Zellen der Stengelknoten behalten die oberen, in der Achse und zwischen den Blättern gelegenen, kleinen, oberflächlichen Zellen der Blattbasilarknoten ihren runden Kern und ihren runden Nucleolus (worauf ich noch unten zurückkommen

---

1) Ich mache absichtlich keine bestimmteren Angaben, da zwischen den verschiedenen Vorgängen kein strenger Parallelismus herrscht, und dazu die Veränderungen der Nucleolen rasch verlaufen, so dass in den benachbarten Zellen zwischen den verschiedenen Stadien der Veränderung meistens keine zur Bezeichnung des Entwickelungszustandes der sich verändernden Zelle geeigneten morphologischen Vorgänge Zeit genug haben stattzufinden.

werde), während alle übrigen Zellen schon während der letzten peripherischen Theilung im Blattknoten peripherische und schwach gekrümmte Nucleolen zeigen und zur Zeit der Bildung der Blattrinde und der Fäden im Antheridium gekrümmte und verzweigte Nucleolen von $^1/_3$—$^2/_3$ Umlauf haben, welche sich bald fragmentiren. In den Zellen ein wenig älterer Stengelknoten bekommen die Kerne meistens unregelmässige Gestalt und zeigen immer mehrere unregelmässig gestaltete Nucleolen (Fig. 19, Taf. XI), bleiben aber immer in Einzahl. In ganz alten Stengelknoten füllen sich diese Zellen vollständig mit Stärke und die Kerne verlieren, ähnlich, wie z. B. in stärkereichen Samen ihre Structur, erscheinen fast ganz homogen und werden durch die Stärkekörner stark zusammengedrückt, so dass sie ebenso, wie das Plasma nur aus die Stärkekörner trennenden Lamellen zusammengesetzt erscheinen. — Die Stipulae verhalten sich ganz ähnlich, nur bleiben hier die späteren, durch die Stärkeablagerung bedingten Vorgänge mit dem Fehlen dieser selbstverständlich aus.

Wenn wir uns jetzt zu der Stengelberindung wenden, so zeigen erst die Stengelinternodien, welche unter Blattquirlen mit gut ausgebildeter Blattrinde (wo die Rindenröhrchen schon mehr lang als dick geworden sind und wo die Oogonien schon zur Bildung der Wendezellen schreiten) liegen, und deren Centralzelle schon lang ist und zahlreiche, sich stark fragmentirende Kerne besitzt, eine mit allen Elementen versehene Rinde. Dort zeigen die noch rundlichen Kerne[1]) der Rindeninternodien und Seitenröhrchen (diese Zellen sind jetzt ungefähr dreimal so lang als dick) stark gekrümmte und verzweigte Nucleolen, welche in den Rindeninternodien schon meistens fragmentirt sind. Bald fragmentiren sich auch die Nucleolen in den Seitenröhrchen. Die äussere Zelle der Rindenknoten zeigt zu dieser Zeit noch einen runden oder erst schwach gekrümmten ($^1/_5$—$^1/_3$ Umfang) Nucleolus, während die innere sich noch fast in den letzten Stadien des Dispirems befindet. Erst viel später (wenn die Rindeninternodien 5—6mal so lang als dick geworden sind) zeigt sie ein dichtes Chromatingerüst und gekrümmte Nucleolen. — Die ersten Veränderungen in den Kernen der Rindeninternodien beginnen schon bald nach der Bildung der Seitenröhrchen, wenn diese Zellen nur wenig länger als breit sind, und

1) Die Nucleolen sind hier auch in den ersten Stadien solid und nur sehr selten zeigen sie Vacuolen.

während der Theilungen in den Basilarknoten der Blättchen, die zur Bildung der Blattrinde führen; in den Kernen der Seitenröhrchen jedoch treten erst später, wenn die Rindenknotenzelle, welcher sie ansitzen, sich in die äussere und innere Zelle zu theilen anschickt, Veränderungen auf.

Später strecken sich sowohl in den Rindeninternodien, als in den Seitenröhrchen die Kerne sehr stark (über das 20fache ihrer Breite); ihre Nucleolen fragmentiren sich sehr stark und liefern mehrere lange longitudinal gestellte an der Kernoberfläche liegende Stäbchen, worauf Kernfragmentation folgt. In den beiden kleinen Rindenknotenzellen bleiben die Kerne immer rund, ihre Nucleolen verzweigen sich schwach und zerfallen dann in einige Stücke, welche sich später abzurunden pflegen.

In den Centralknotenzellen der Blätter werden die Nucleolen während der Theilungen in den Basilarknoten der Blättchen, die zur Bildung der Blattrinde führen, sichelförmig und fragmentiren sich später, nach der Ausbildung der Blattrinde, in derselben Weise, wie in den entsprechenden Zellen des Stengels; auch ihr weiteres Verhalten erinnert an das dortige.

In den Basalinternodien der Blättchen beginnen schon während der zur Rindenbildung führenden Theilungen in dem angrenzenden Basilarknoten die Nucleolen an die Peripherie zu wandern und sich zu krümmen; später, wenn die Rindenröhrchen ebenso lang als dick geworden sind, zeigen sie mehrere Verzweigungen und zerfallen in einige stäbchenförmige, später in mehrere, rundliche Stücke.

Die Kerne der Blättchen enthalten während der Theilungen in ihrem Basilarknoten schon sichelförmige Nucleolen ($^1/_4$—$^1/_3$ des Kernumfanges). Nach der Ausbildung der Rinde verzweigen sich die Nucleolen und fragmentiren sich, die Kerne strecken sich ein wenig und werden unregelmässig. In den meisten Blättchen, welche hier gewöhnlich rudimentär, warzenförmig bleiben, verharrt dieser Zustand, nur zerfallen die Nucleolen schliesslich in zahlreiche kleine Körner, in anderen Blättchen aber, die mehr oder weniger vollständig ausgebildet werden, strecken sich die Kerne und fragmentiren sich ganz ebenso wie in den Internodien. — Die Bracteolen verhalten sich wie die Blättchen.

Schon bevor die Rindenröhrchen nur ungefähr halb so lang als dick geworden sind, sind in ihnen die Nucleolen bereits an die Peripherie der Kerne gewandert; wenn sie ebenso lang als dick geworden sind, werden die Nucleolen stark sichel- oder ringförmig

oder auch verzweigt; wenn die Rindenröhrchen anderthalbmal so lang als dick sich zeigen, sind die Nucleolen schon stark fragmentirt. Später verhalten sich die Rindenröhrchen ganz ebenso wie die Rindeninternodien des Stengels.

Die unberindeten Endzellen der Blätter verhalten sich ganz wie die später zu besprechenden Blattinternodialzellen; sie warten selbst mit dem Beginn der Veränderungen ihrer Kerne auf diese Zellen.

Auch die sterilen Zellen der Geschlechtsorgane zeigen ähnliche Vorgänge. Im Antheridium zeigen die Kerne der Klappenzellen schon vor der Theilung der centralen Zellen in die Griff- und in die Köpfchenzellen sichelförmige Nucleolen, in den Griffzellen sogar schon gleich nach der ersten Theilung der Köpfchenzellen, und noch vor der Bildung der Wendezelle. In den Köpfchenzellen aber behalten die Kerne immer ein sehr lockeres und starkes Chromatingerüst und runde Nucleolen. In der Stielzelle des Antheridiums fangen die Veränderungen noch vor der zweiten Theilung der Antheridiumanlage (in vier Zellen) an. Später entwickeln sich die Kerne der Klappen-, Griff- und der Stielzelle weiter ähnlich, wie die der Blättchen.

Im Oogonium beginnen die Veränderungen der Nucleolen in der Stielzelle noch während der Bildung der Hüllschläuche, in den Hüllschläuchen und den Krönchenzellen noch vor der Bildung der Wendezelle, im Krönchen ein wenig später als in den Hüllschläuchen. Ueber das Ende der Entwickelung habe ich schon früher berichtet (p. 641).

Aber am weitesten gehen diese Veränderungen der Zellkerne, begleitet von einer gewaltigen Streckung der Zellen, in den grossen Internodialzellen des Stengels und der Blätter[1]). Hier wird zuerst die Zelle als eine ganz dünne, nur 3—5 μ dicke Scheibe angelegt (später erreicht diese Zelle im Stengel nicht selten bis 5 cm Länge oder wird noch länger, sie streckt sich also mehr als zehntausend Mal in die Länge ohne sich zu theilen). Entsprechend diesen engen Verhältnissen ist auch der Zellkern sehr stark abgeplattet und stellt eine äusserst dünne, flache runde Scheibe (Fig. 12, 13, Taf. XI) dar, welche in der Mitte der Zelle liegt und mit seinen

1) Ich stütze mich in meinen weiteren Angaben über die ersten Entwickelungsstadien dieser Kerne auf Beobachtungen an Internodialkernen der Blätter, in Folge der geringen Zahl der Stengelinternodien in einem Präparate und der dadurch bedingten Schwierigkeit der Auffindung aller Stadien in diesen. Später, bei der Fragmentation, beziehe ich mich umgekehrt meistens auf den Stengel.



Flächen fast die beiden horizontalen Membranen der Zelle berührt, mehr als die Hälfte des Raumes der Zelle einnehmend. Sonst ist aber der Zellkern noch ganz normal gebaut und zeigt einen oder zwei centrale, runde Nucleolen, welche aber später (zur Zeit der peripherischen Theilungen in dem dazu gehörigen Knoten), wie in anderen Zellen an die Peripherie, hier fast immer an den Rand der Scheibe rücken und sich streckend den Zellkern ringförmig umwachsen (Fig. 14, 15, Taf. XI). Gleichzeitig hat auch die Zelle begonnen sich zu strecken und der Zellkern, dem vergrösserten Raume entsprechend, hat sich unter Verringerung seines Durchmessers abgerundet, während der Nucleolus sich jetzt verzweigt (Fig. 16, 17, 18, Taf. XI) und in dem Knoten die letzten peripherischen Theilungen sich vollziehen. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung (während der Ausbildung der Berindung) beginnt der Zellkern, unter gleichzeitigem immer stärker werdendem Längenwachsthum der Zelle und Bildung einer grossen centralen Vacuole, sich wurstförmig zu strecken und zu krümmen, während gleichzeitig der Nucleolus in immer zahlreichere, meistens in der Längsrichtung des Kernes gelegene Stücke zerfällt. Während dieser Vorgang immer weiter fortschreitet, treibt der Zellkern Fortsätze und Lappen, zeigt Einschnürungen und zerfällt schliesslich in immer zahlreichere Stücke[1]).

Diese zeigen (Fig. 20—21, Taf. XI; Fig. 22—24, Taf. XII) mehrere Nucleolen in Stäbchen- und Körnerform, eine deutliche Kernmembran und ein Chromatingerüst von schon oben (p. 648) besprochener Beschaffenheit. Auch die anderen dort erwähnten Stadien hat das Chromatingerüst dieser Kerne zu seiner Zeit durch-

1) Die feineren Details, namentlich das Durchschnüren des Chromatingerüstes und die Art und Weise der Durchtrennung seiner Fäden im Augenblick der Fragmentation ist aus technischen Gründen äusserst schwer, wenn nicht ganz unmöglich mit Sicherheit zu beobachten, so dass ich davon Abstand nehmen musste; denn erstens ist das Chromatingerüst sehr fein, und bildet selbst bei Schnitten von 5 μ Dicke mehrere Lagen, die nur sehr schwer optisch zu isoliren sind, und zweitens ist es nur mit Mühe möglich, Durchschnitte gebogener Kerne von solchen sich fragmentirender zu unterscheiden; die Bilder sind eben in Folge der Zartheit der Schnitte äusserlich ganz identisch. Die Frage scheint mir auch nicht von hohem Interesse, denn das Spirem und die Chromosomen werden hier später niemals wieder irgendwie differenzirt. Ich habe aber trotz aufmerksamen Suchens niemals irgend welche Veränderungen im Chromatingerüst gesehen, welche mit der Fragmentation im Zusammenhang stehen könnten, und ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass hier einfach eine Durchschnürung des Kerns und des Chromatingerüstes ohne irgend welche Begleiterscheinungen sich abspielt.

gemacht[1]). Es sind hier aber in Folge der Streckung die Maschen des Chromatinnetzes in Längsreihen geordnet, was besonders an der Oberfläche deutlich hervortritt (Fig. 21, Taf. XI). Wahrscheinlich beziehen sich auf solche Bilder auch die Angaben von Schmitz[2]), dass während der Fragmentation „die feine Punktirung der Grundsubstanz“ (so nennt Schmitz das Chromatingerüst), welche der ruhende Kern zeigt, entweder ganz unverändert geblieben war oder während der Theilung in dieser feinpunktirten Substanz längslaufende Punktreihen oder feingekörnte Fibrillen mehr oder weniger hervortraten. In einzelnen Fällen erschien auch der ganze längsgedehnte Kern beim Beginn der Theilung deutlich längsstreifig“. Von irgend welchen spiremartigen Differenzirungen und Umlagerungen des Chromatins, wie sie bei der Amitose in verschiedenen pflanzlichen und thierischen Objecten beobachtet wurden[3]), ist in den Internodien von *Chara* nichts zu finden; der ganze Vorgang hat mit der Karyokinese gar nichts gemein und von irgend welchen Uebergängen oder einer Aehnlichkeit zwischen beiden kann bei *Chara* gar keine Rede sein. Die Fragmentation ist hier offenbar ein Vorgang, welcher erst nachträglich in den Entwickelungsgang der Zellen sich eingeschaltet hat und in keinen genetischen Beziehungen[4]) zu der Karyokinese steht. Er ist hier wahrscheinlich hervorgerufen durch Anpassung an die enorme Streckung der Zellen, denn die Fragmentation steht hier immer mit dieser im engsten Zusammenhang und ganz fertig ausgebildete

---

1) Die Angabe Treub's (Arch. de biol. 1880, p. 395—396), dass vor der Fragmentation der Kern „devient finnement granuleux“, ist wahrscheinlich auf die schon früher (p. 25) erwähnte Verdichtung des Chromatingerüstes, welche auch hier eintritt, zurückzuführen.

2) Schmitz (1880, p. 21 des Sep.-Abdr.). Vergl. dagegen Schmitz (1879, p. 25 des Sep.-Abdr.), wo während der Zerschnürung „im Innern (des Kerns) zu keiner Zeit eine faserig-streifige Differenzirung zu bemerken war“ und Johow (Botan. Zeitung 1881, p. 740).

3) Vergl. Flemming's Referat in den „Ergebnissen“ 1892 und Zimmermann, Morphol. und Physiol. des Zellkernes, p. 77.

4) Es ist damit natürlich nicht gemeint, dass sich die Karyokinese nicht aus directer Theilung phylogenetisch entwickeln konnte. Ein solcher Schematismus und solche Verallgemeinerungen liegen mir ganz fern. Die Angaben über die Vorgänge bei der Karyokinese der Flagellaten und anderer Protozoen und auch die Karyokinese innerhalb der bestehenbleibenden Kernwand, welche bei Protozoen und den niederen Pflanzen durchweg die allgemeine Erscheinung ist, können vielmehr ganz gut zu einer solchen Annahme verwerthet werden. Ich will nur betonen, dass bei *Chara* beide Vorgänge nichts gemein haben, den Fall ausgenommen, wollte man etwa darin einen atavistischen Rückschlag sehen, was aber nicht eben wahrscheinlich erscheint.

homologe Zellen, wie z. B. die Blättchen desselben Blattknotens oder die ersten, obersten Blättchen verschiedener Blätter können je nach dem Grade ihrer Streckung entweder einen langgestreckten oder einige bis mehrere fragmentirte Kerne enthalten. Ob die Fragmentation aus einer Steigerung der Veränderungen, welche hier fast alle ruhenden Kerne durchlaufen, hervorgegangen ist, oder ob nicht vielmehr diese Veränderungen durch Uebertragen der Vorgänge der Fragmentation auch auf die anderen Zellen entstanden sind, oder eine rudimentär gewordene Fragmentation darstellen, oder schliesslich beide Vorgänge unabhängig von einander sind, lässt sich nicht entscheiden. Ich bin auf diese Fragen hier deshalb so ausführlich eingegangen, weil Schmitz und Johow[1]) die Vorgänge bei *Chara* für eine Homologisirung der directen und indirecten Theilung verwerthet haben, was aber meistens durch eine Nichtunterscheidung von Nucleolen und Chromatin verursacht wurde.

In den alten Zellen zerfallen später meistens die stäbchenförmigen Nucleolen und wohl auch vielfach die grösseren Körnchen in immer kleinere Stücke, so dass schliesslich in ganz alten Internodien, mit fast reifen oder schon abgefallenen Oosporen, die Zellkerne nur wenige Nucleolen (ganz kurze Stäbchen und einige grössere Körnchen, neben unzähligen ganz winzigen Körnchen) enthalten, welche ziemlich gleichmässig zwischen einem mehr oder weniger grossmaschigen Chromatingerüst, das aus ganz feinen Fäden und Körnchen aufgebaut erscheint, zerstreut liegen (Fig. 26, Taf. XII). Auf diese Vorgänge bezieht sich wahrscheinlich die Angabe Johow's[2]), dass in den Kernen älterer Zellen die Menge des „Chromatin“ abnimmt; die winzigen Nucleolen sind eben nicht so deutlich bemerkbar und leichter zu übersehen. Die Angabe Johow's[3]) dass in den älteren, sich fragmentirenden Kernen die Kernmembran allmählich verschwindet, ist sicher unrichtig.

Die oben besprochenen Veränderungen der Nucleolen und des Kerngerüstes sind hier aber nicht Erscheinungen von untergeordneter Bedeutung, sondern die einzigen festzustellenden Anzeichen tief greifender Vorgänge, denn keine der Zellen, welche auch nur die ersten Stadien dieser Veränderungen gezeigt hat, ist

1) Schmitz (1880, p. 28 des Sep.-Abdr.) und Johow (Botan. Zeitung 1881, p. 748—750.

2) Botan. Zeitung 1881, p. 741.

3) l. c., p. 740.

noch weiter im Stande, sich zu theilen oder sogar in den embryonalen Zustand zurückzukehren und etwa verloren gegangene Theile zu ersetzen[1]); wenigstens ist bis jetzt dies trotz vieler Versuche niemals constatirt worden. Zu Neubildungen und Regeneration der Pflanze sind hier weder die Blätter[2]) noch die Internodien befähigt, nur aus den Stengelknoten gehen erstere hervor, als Rhizoiden, nacktfüssige Zweige und Zweigvorkeime. Dort sind es kleine, dicht mit Plasma erfüllte und mit einem kleinen, runden, einen (oder zwei) ebenfalls unverändert runden, grossen Nucleolus enthaltenden Kern versehene Zellen, welche, in Gruppen an der Oberfläche des Stengelknotens und nur in dessen oberen, der Vegetationsspitze zugekehrten Hälfte gelagert, allen diesen Neubildungen ausschliesslich den Ursprung geben. Sie bedecken meistens lückenlos die Achseln der Blätter und den Basilarknoten des Achselsprosses und steigen mehr oder weniger tief in die Zwischenräume zwischen die Ansatzstellen der Blätter hinab, kommen aber niemals in der unteren Hälfte des Stengelknotens vor. Diese Zellen bilden nur eine einschichtige Lage von kleinen, niemals Chlorophyll oder Stärke enthaltenden Zellen über den grossen, bedeutend mit Stärke gefüllten, inneren der Blattbasilarknoten und fallen deshalb in den Präparaten als röthliche Flecke um den blauen (in Folge der Stärketinction) Knoten schon bei schwacher Vergrösserung auf. Ihre Structur ist fast dieselbe, wie bei den embryonalen Zellen einer ruhenden Vegetationsspitze; ihr Kern liegt immer in der Mitte der Zelle, eine centrale Vacuole ist niemals vorhanden, das Plasma um den Kern sieht nur schaumig aus, denn der Kern ist gewöhnlich von einer Lage kleiner Vacuolen umgeben, welcher peripherisch

---

1) Nach den Versuchen von Richter (Flora 1894) ist sogar selbst die Vegetationsspitze nicht befähigt, etwa verloren gegangene junge Blattanlagen oder die Scheitelzelle zu ersetzen. Die Pflanze entwickelt lieber als Ersatz dafür am nächsten Knoten ihre Achselsprossanlagen oder treibt aus dem Knoten Neubildungen: nacktfüssige Zweige und Zweigvorkeime. Aehnliche Resultate hat auch Giesenhagen (1897, p. 187) erhalten.

2) Nach Giesenhagen (1896, p. 431) sollen an den Sternchen von *Tolypellopsis stelligera* auch oberflächliche Zellen der Blattknoten, die aber (p. 428) durch anders gerichtete Theilungen, als in den gewöhnlichen, assimilatorischen oder fertilen Blättern, gebildet werden und anders gestaltet sind, nach Migula selbst die Endzellen der Blätter zu Sprossen auswachsen können. Wie sich dort die Kernstructuren verhalten, bleibt zu ermitteln. Ich muss aber bemerken, dass nach Giesenhagen (p. 429) schon die anatomische Ausbildung dieser Sternchen sie „mehr dem embryonalen Zustande ähnlich“ erscheinen lässt.

noch eine oder einige Lagen von noch kleineren folgen, und schliesslich in den dichten und dicken plasmatischen Wandbeleg übergehen. Die Vacuolen grenzen dicht aneinander und sind in Folge dessen polyedrisch. Im Plasma liegen häufig nucleolenartige rothe Körper, ähnlich wie auch in den Zellen der Vegetationsspitze. Der Kern ist aber hier viel kleiner, und dementsprechend das Chromatingerüst dichter. Um Neubildungen zu liefern, füllt sich die Zelle zuerst dicht mit Protoplasma, so dass die den Kern umgebenden Vacuolen verschwinden. Rhizoiden liefern die älteren, mehr nach unten gelegenen Knoten schon unter gewöhnlichen Verhältnissen; es wachsen dann einige der kleinen Zellen unmittelbar zu einem Rhizoid aus, so dass die Rhizoidzelle unmittelbar an die grossen, stärkereichen, inneren Zellen des Knotens grenzt. Wenn aber ein älterer Stengelknoten den Zusammenhang mit der Pflanze verliert, oder wenn er noch dazu seines Achselsprosses beraubt wird, dann beginnen alsbald die kleinen Zellen sich zu theilen und bilden meistens eine 2—3schichtige Lage von solchen Zellen. Nur die Zellen der äusseren Schicht erzeugen Neubildungen, so dass nur die zuerst entstandenen Rhizoiden, Vorkeime und Sprosse unmittelbar an die inneren grossen Zellen anstossen, die später entstandenen aber durch einige kleine Zellen, die ihren embryonalen Charakter bald verlieren und später den anderen inneren Zellen ähnlich werden, von ihnen getrennt sind. Um die Basis der nacktfüssigen Zweige wird gewöhnlich die Lage der kleinen Zellen besonders stark und mehrschichtig.

Was den Ursprung dieser Zellen anbetrifft, so sind dies kleine peripherische Zellen verschiedener Ordnung, die durch die Theilstücke, in welche die erste obere peripherische Zelle des Blattbasilarknotens bald nach seiner Entstehung zerfällt, abgegeben werden, während diese Theilstücke selbst einen Theil der grossen, stärkereichen, inneren Zellen liefern. Diese Verhältnisse sind für mehrere andere Characeen mit grossem Fleiss und Geschick in der neuen schönen Arbeit[1]) von Giesenhagen studirt worden, leider ist er aber noch nicht bis zu den eigentlichen Charen gelangt, denn *Chara stelligera* ist *Tolypellopsis* und ihre Verhältnisse von den bei unserer Art herrschenden ziemlich verschieden. Am ähnlichsten verhält sich hier noch *Lamprothamnus* (l. c., V., 1898, p. 31—48). Es wird aber hoffentlich die Fortsetzung der Arbeit Giesenhagen's

1) Flora 1897 und 1898.

nicht allzu lange auf sich warten lassen, und ich will deshalb hier nicht unnöthiger Weise vorgreifen und ziehe es vor, von der näheren Schilderung der diesbezüglichen Verhältnisse Abstand zu nehmen und das um so mehr, als mir erst durch die Arbeit Giesenhagen's diese schwierigen Objecte ganz klar wurden. Ich wollte nur auf die abweichende histologische Beschaffenheit dieser Zellen hinweisen, denn darüber macht Giesenhagen keine Angaben und doch erscheinen mir diese Verhältnisse, besonders mit Rücksicht auf die oben geschilderten Veränderungen in allen anderen, nicht regenerationsfähigen Zellen doch interessant genug. — Wenn man nämlich die Entwickelung der Stengelknoten verfolgt, so sieht man, dass diese kleinen Zellen zu keiner Zeit ihren embryonalen Charakter verlieren, und ihre Nucleolen und Kerne keine der oben beschriebenen Veränderungen zeigen. Es werden also nicht zum Zwecke der Regeneration ausgebildete Zellen der Stengelknoten in den embryonalen Zustand zurück versetzt; die Stengelknoten sind also nicht selbst zur Regeneration befähigt, sondern enthalten Gruppen von embryonalen Zellen. Richter[1]), welcher diese Zellen zuerst erwähnt[2]), vergleicht sie mit den farblosen Rhizoidanlagen an den Brutkörpern von *Marchantia*, aber dort sind es einzelne frühzeitig differenzirte Zellen im jungen Gewebe, die nur Rhizoiden liefern, während die anderen zu Allem noch werden können, hier umgekehrt Gruppen von embryonalen Zellen zwischen Dauergewebe aus welchen nicht nur Rhizoiden, wie bei *Marchantia*, sondern ganze neue Pflanzen hervorwachsen können. Die einzige Uebereinstimmung ist, dass beide Rhizoiden liefern und kein Chlorophyll enthalten[3]).

1) Flora 1894, Bd. 78, p. 404. Da dies die einzigen Angaben sind, die ich über die Structur dieser Zellen finden konnte, so citire ich wörtlich: „In diesen (Stengelknoten) sind es dicht oberhalb der Blätter stehende und theilweise von oben her zwischen die Ursprungsstellen derselben sich hineinschiebende Zellen, die in Folge ihres äusserst geringen Chlorophyllgehaltes (?) gegenüber den reich mit Chlorophyll ausgestatteten Berindungszellen hyalin erscheinen, welche sich zu den Rhizoiden ausstülpen. Legt man abgeschnittene Sprosse von *Chara* unter Wasser auf Erde oder hängt sie auch frei im Wasser auf, so erscheinen schon nach wenigen Tagen die Rhizoiden, die sich dem unbewaffneten Auge als dünne Fädchen präsentiren."

2) Es ist sehr merkwürdig, dass trotz so vieler Untersuchungen über die Regeneration der Characeen der Ursprung dieser Neubildungen solange unbeachtet blieb. Die Zeichnungen der Autoren zeigen immer die Knoten in Schmutz eingehüllt, wohl wie Giesenhagen richtig bemerkt (1897, p. 160), da die Autoren keine sichere Auskunft über den Ursprung geben konnten.

3) Ich muss hier noch bemerken, dass die Characeen wohl die einzigen Pflanzen sind, die ganz wie absichtlich nach dem Recept der Weismann'schen Theorie be-

Die Rhizoiden gliedern sich auch, wie die ganze Pflanze in lange Internodialzellen und in kleine, mehrzellige Knoten. In den Internodialabschnitten zeigen die Kerne dasselbe Verhalten, wie in den Internodialzellen der Stengelberindung, sie werden sehr lang, ihre Nucleolen fragmentiren sich lebhaft und die Kerne selbst fangen bald an, sich direct zu theilen (Vgl. Johow, Botan. Zeitung 1881, Fig. 32—38). Die Zellen der Knoten wachsen zu neuen Rhizoiden, seltener auch zu Zweigvorkeimen aus, oder bleiben embryonal. Ich muss schliesslich bemerken, dass bei *Chara fragilis* nicht nur die Zellen der Rhizoidknoten, sondern auch junge Rhizoidspitzen direct zu Zweigvorkeimen auswachsen können und so neue Sprosse und Pflanzen zu liefern vermögen.

IV. Ueber einige Structurverhältnisse der Zellen von *Chara fragilis*.

Die Zellmembranen der Characeen werden gewöhnlich als aus Cellulose bestehend bezeichnet[1]). Dies ist aber nur für einige Zellen, nämlich für die jüngsten Zellen ganz rasch wachsender Vegetationsspitzen und für junge Rhizoiden richtig. Meist zeigen aber schon an den Zellen der Vegetationsspitze nur die innersten Verdickungschichten, und auch diese nicht immer, eine schwache Cellulose-Reaction, und auch alte Rhizoidzellen verhalten sich ähnlich[2]). Die äusseren Membranschichten, oder an den älteren Zellen des Stengels meist die ganze Masse der Membran, färben sich bei *Chara fragilis* mit Chlorzinkjod oder Jod und Schwefelsäure nur braun oder rothbraun. Dieses Verhalten haben für die Internodialschläuche von *Nitella flexilis* schon vor 50 Jahren

---

schaffen sind. Es kommt bei ihnen auch meistens eine ungleiche Kerntheilung vor, denn die Tochterkerne werden noch lange vor der Bildung der Zellplatte ungleich. Dass dies aber die Giltigkeit von Weismann's Anschauungen nicht beweisen kann, ist klar, da dies doch nur ein vereinzelter Fall ist.

1) Vergl. z. B. Migula (1890, p. 51).

2) Giesenhagen (Flora 1896, p. 395) sagt von den aus Rhizoidenknoten gebildeten Bulbillen von *Chara aspera:* „Jod und Schwefelsäure geben nur bei längerer Einwirkung der Säure vorwiegend in den innersten Membranschichten eine schwach bläuliche Färbung." Ueber die Membran der Rhizoiden siehe auch Zacharias (Jahrb. f. wiss. Botanik, 1889, Bd. XX, p. 114—120).

Göppert und Cohn[1]) ganz richtig beschrieben; ihre Angaben scheinen aber vergessen zu sein.

Die Cellulose-Reaction ist hier selbst durch Kochen mit Schwefelsäure oder mit Kalilauge nicht zu bekommen[2]). Die Reactionen auf Verholzung oder Verkorkung gelingen nicht; eine Cuticula, mit welcher Göppert und Cohn (p. 672) diese Membran verglichen haben[3]), ist sie auch nicht, denn sie zeigt keine darauf hinweisende Reactionen und dazu stellt sie in den älteren Knoten des Stengels die ganze Masse der Zellmembranen, auch der innersten Zellen, was für eine Cuticula oder Verkorkung doch ganz ungewöhnlich wäre.

Mit Congoroth färbt sich diese Membran fast gar nicht, dagegen sehr stark mit Safranin, Crocein, Gentianaviolett und besonders mit Methylenblau. Dieser letzte Farbstoff wirkt so stark, dass die Tinction selbst nach 3 Tagen Auswaschung in Säure-Alkohol fast nichts von ihrer Stärke einbüsst. Jodgrün tingirt stark, wird aber leicht wieder ausgewaschen. Alle diese Reactionen sind denen der Pectinstoffe ähnlich, die Membran färbt sich aber auch sehr stark mit Vert acide JJJE, welcher Farbstoff nach Mangin die Pectinstoffe ungefärbt lassen soll. Es geben auch die pectinreichen Zellwände anderer Pflanzen mit Chlorzinkjod nicht eine rothbraune, sondern eine gelbliche Färbung und werden durch kochende Kalilauge gelöst. — Die Schleimmasse, in welcher die Fäden in den Antheridien eingebettet sind, zeigt dieselben Reactionen, wie die für die Zellmembranen angegebenen.

Nach den oben erwähnten Reactionen lässt sich also die Sub-

---

1) Botan. Zeitung 1849, p. 672: „Durch Behandeln mit Jod und Schwefelsäure wird die innere Lage der Zellmembran blau, die äussere tief gelb. Häufig entsteht alsdann auch eine trübe, grüne Färbung der ganzen Membran, offenbar in Folge des Durchscheinens der blauen inneren durch die gelbe äussere Schicht. Durch längeres Digeriren mit concentrirter Schwefelsäure wird die röthlich gelbe Reaction der äusseren Schicht nicht in die blaue umgewandelt, doch wird allmählich die innere Schicht gelöst und die äussere entfärbt. Kocht man die ganze Zelle in concentrirter Schwefelsäure, so wird sie aufgelöst, indem sie einen schwarzen kohligen Rückstand zurücklässt. Kaustisches Kali macht die innere Schicht etwas aufquellen, so dass die Contouren derselben, namentlich nach innen hin, etwas uneben werden; die äussere wird nicht verändert."

2) Man lasse sich nicht durch die Blaufärbung der dadurch aufgequollenen Stärke täuschen.

3) An dem Untersuchungsobject des Verf., einer Internodialzelle ohne Berindung, sieht sie freilich einer Cuticula ähnlich, aber nur äusserlich.

stanz der Zellwände von *Chara* mit keinem der bis jetzt genauer bekannten Membranstoffe identificiren. Ich muss aber bemerken, dass die Membran von mehreren Siphoneen[1]), und vielleicht auch anderer Algen sich ähnlich verhalten soll.

Es ist auch erwähnenswerth, dass in den älteren Theilen von *Chara* die Membranen an den Kanten stark verdickt[2]) sind, so dass dies in einigen Fällen, besonders in den alten Stengelknoten, fast den Eindruck von Collenchym macht und das Ganze ein Gittergerüst darstellt. Dieses Verhalten ist wahrscheinlich durch mechanische Momente bedingt. Die eigentlichen Membranen bleiben ziemlich dünn. Diese Verhältnisse finden sich bei *Chara fragilis* ganz allgemein.

Das Plasma ist von einer deutlichen Hautschicht umgeben, welcher in älteren Zellen die Chlorophyllkörner anhaften. In gut gefärbten, schwach mit Orange behandelten Präparaten ist diese Schicht noch blau, während das Zellplasma schon braun ist, meistens aber sich, ebenso wie das Plasma, mit Orange färbt. Mit ihr stimmt in ihrem Aussehen und Tinction auch die Kernmembran[3]) überein, und da diese auch immer bei Schrumpfungserscheinungen mit dem Plasma und niemals mit dem Chromatingerüst in Zusammenhang bleibt, so drängt sich fast unwillkürlich die Vermuthung auf, dass auch die Kernmembran hier nur eine Art Hautschicht ist, die das Plasma um den Zellkern bildet. Nur ist die Kernmembran mehr homogen, während die Hautschicht vielfach mehr oder weniger körnig erscheint (Fig. 9, 10, Taf. XI; Fig. 23, Taf. XII). Diese Verhältnisse sind hier so deutlich, dass sie schon von Schmitz[4]) bemerkt und ihn zu derselben Annahme, der Zugehörigkeit der Kernmembran zum Zellplasma, veranlasst haben. Später aber[5]) kam er zu der Ansicht, dass hier die Kernmembran eine Grenz-

---

1) Vergl. Correns, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1894, Bd. 12, p. 357, 362 (*Caulerpa*); Noll, Experimentelle Untersuchungen, 1887, p. 142 (*Bryopsis, Derbesia, Caulerpa*).

2) Giesenhagen, Flora 1896, p. 414 sagt schon über die Knöllchen (angeschwollene Stengel- und Rhizoidknoten) von *Chara aspera:* „Im Innern zwischen den einzelnen Zellen bleiben die Wände zart bis auf starke, gleichfalls deutlich geschichtete Verdickungsleisten längs der Kanten, in denen drei oder vier Zellen zusammenstossen.

3) Vergl. auch Strasburger (Jahrb. f. wiss. Botanik, 1898, p. 523—524). Ich wurde auf diese Verhältnisse durch Prof. Strasburger aufmerksam gemacht.

4) 1879, p. 24 des Sep.-Abdr.

5) 1880, p. 15 des Sep.-Abdr.

schicht des Kernes ist, die sich nur von der contractilen Masse des Kernes abheben lässt.

Das Plasma zeigt einen sehr ausgeprägten Wabenbau[1]) mit körnigen Wabenwänden. Die einzelnen Waben haben aber häufig einen äusserst verschiedenen Durchmesser (Fig. 9, Taf. XI), so dass man in derselben Zelle, besonders in den etwas weiter entwickelten Theilen der Pflanze, häufig alle Uebergänge zwischen ganz winzigen Waben und grossen, fast schon als Vacuolen zu bezeichnenden vielfach in derselben Zelle findet[2]) (Fig. 9, 23). Es können also wahrscheinlich die Vacuolen durch Vergrösserung einer Wabe des Plasmas entstehen. Anderseits aber (Fig. 27, Taf. XII) sieht man auch vielfach im Plasma Gruppen von grossen Waben, die man freilich auch schon als winzige Vacuolen bezeichnen könnte, und die nur durch ganz feine Wände von einander getrennt sind. An analogen Orten in derselben oder in einer ähnlichen Zelle sieht man ganz ähnliche Bilder, aber die trennenden Wände sind verschwunden oder man bemerkt nur Reste davon. Es scheint also, dass hier Vacuolen auch durch Zusammenfliessen von mehreren grossen Waben entstehen können. Es besteht aber zwischen beiden Modi kein durchgreifender Unterschied; es handelt sich nur darum, wo man die Grenze zwischen einer Wabe und einer Vacuole ziehen will; denn dass Vacuolen verschmelzen, um grössere zu bilden, ist eine ganz gewöhnliche Sache.

Ich möchte auch bemerken, dass diese Unregelmässigkeit und Ungleichheit des Wabennetzes mir wahrscheinlich erscheinen lassen, dass wir es hier nicht, wie von verschiedenen Seiten vermuthet wurde, mit einfachen Gerinnungs- und Entmischungsproducten, sondern mit wirklich präformirten Structuren zu thun haben, wenigstens geben z. B. Eiweiss - Glycerinlösungen oder Canadabalsam ganz ähnliche Wabennetze, aber dort sind die Waben immer nur klein, fast gleich gross und das ganze Netz erscheint sehr regelmässig.

Auf die oben bezeichneten Weisen entstehen meistens zuerst

---

1) Vergl. Strasburger (Jahrb. f. wiss. Botanik, 1898, p. 523) und meine Arbeit (Jahrb. f. wiss. Botanik, 1897, p. 230).

2) Ich habe früher (Jahrb. f. wiss. Botanik, 1897, p. 230), durch die zufällige Beschaffenheit meines Materials veranlasst, das Vorhandensein von Vacuolen in jungen Zellen von *Chara* in Abrede gestellt, finde sie aber in anderem Material selbst in der Scheitelzelle gar nicht selten. — Went (Jahrb. f. wiss. Botanik, 1888, p. 307) giebt auch solche für die Scheitelzelle von *Nitella* an.



um den Kern mehrere kleine Vacuolen, welche aber in den meisten Zellen, besonders in den grösseren, die Fragmentation der Kerne und Rotation des Plasmas zeigen, bald in eine grosse centrale Vacuole zusammenfliessen und den Kern an eine Zellwand schieben. Wenn auch die jungen Scheitelzellen und Segmentzellen nicht selten kleine Vacuolen um den Kern zeigen, so verschwinden meistens diese später während der Theilungen in den Knotenzellen und Internodialzellen mehr oder weniger, und das Plasma wird dabei kleinmaschiger. Erst später bilden sie sich in den weiter entwickelten Zellen um den Kern von Neuem, nachdem sich zuvor die Plasmawaben vergrössert und ungleichmässiger geworden sind. Diese meist neu entstandenen Vacuolen bilden dann die centrale Vacuole.

Durch diese wird meistens das Plasma nur auf einen dünnen Wandbeleg reducirt, welcher aber an verschiedenen Stellen der Wand ganz verschiedene Dicke (Fig. 23 und 28—29, Taf. XII) haben kann. Nach Innen zeigt er[1]), wie es gewöhnlich hier bei dem Plasma, welches die Vacuolen umgiebt, der Fall ist, nur eine ganz zarte Begrenzung, die ungleich schwächer ist, als die äussere starke Hautschicht, welche auch in älteren Zellen sehr deutlich ist und an welcher hier immer die Chlorophyllkörner mit ihrer Oberfläche haften. Diese liegen hier deshalb immer ganz nahe an der Membran, so dass Gröppert und Cohn[2]) gar kein Plasma zwischen ihnen und der Membran nachweisen konnten und nur aus ihrer regelmässigen Anordnung und der Gleichmässigkeit ihrer Zurückziehung von der Wand bei Plasmolyse auf seine Anwesenheit schlossen. Mit den jetzigen starken Vergrösserungen und zarten Schnitten aber lässt sich die Hautschicht zwischen Chlorophyllkörnern und der Membran leicht sehen.

Die Chlorophyllkörner sind meistens erst in dem Internodium unter dem Blattwirtel, in welchem die Theilungen in den peripherischen Zellen der Blattknoten sich abspielen, und in den darunter gelegenen Blattwirteln deutlich zu sehen, sind aber zuerst noch sehr klein. Sie sind (Fig. 30, Taf. XII) in mehr oder weniger regelmässigen Längsreihen angeordnet und von verschiedener, meist aber langgestreckter Gestalt. Ihre Grundsubstanz ist dunkel und umfasst blasse, meist eckige Hohlräume, oder vielleicht sich nicht färbende Körper (Fig. 23, 28—30, Taf. XII). Zuerst hielt ich diese

1) Vergl. Strasburger, Jahrb. f. wiss. Botanik, 1898, p. 523—524.

2) Botan. Zeitung 1849, p. 681—682.

für Stärkekörner, doch zeigte mir die Jodreaction in jungen Chlorophyllkörnern, welche diese Structur schon sehr deutlich zeigen, überhaupt keine Stärke und erst in älteren Chlorophyllkörnern spärlich ganz winzige Stärkekörner, die unmöglich diese Structur veranlassen können. In den jüngeren Zellen sind überhaupt die Stärkekörner nur sehr spärlich und winzig und fehlen häufig vollkommen, am häufigsten sind sie dann noch in den Stengelknoten, den Basalknoten und Internodien der Blättchen und in den Stielzellen der Oogonien. Sie tritt erst später in immer grösseren Massen in den Chlorophyllkörnern auf und füllt diese in den alten Internodial- und, dies allerdings viel seltener, in den Rindenzellen der Stengel und Blätter ganz aus[1]). Die Stärkekörner sind in diesen Zellen in Folge ihrer Entstehung zuerst zu mehreren in einem grossen langgestreckten Chlorophyllkorn in verschiedener Weise zusammengesetzt, zeigen unregelmässige, langgestreckte Gestalten und sind ebenso wie früher die Chlorophyllkörner in schiefe Längsreihen angeordnet. Die Chloroplasten sind nur auf dünne grüne Lamellen reducirt und später gar nicht mehr zu sehen. In den Stengelknoten dagegen, welche sich auch mit zunehmendem Alter ganz mit Stärke vollpfropfen, werden in den chlorophyllarmen oder -losen Zellen die Stärkekörner regelmässig ellipsoidisch, sehr gross und einfach und centrisch geschichtet. Aehnlich geformt erscheinen sie auch in Folge der ähnlichen Entstehungsweise im Innern der Leukoplasten in den Oogonien.

In den Rindenröhrchen wird das Chlorophyll etwas früher ausgebildet als in der darunter liegenden Internodialzelle und liegt meistens an der äusseren Wand. Ob es bei schwankender Lichtintensität Bewegungen ausführt, habe ich nicht ermittelt.

In den alten, stärkereichen Zellen der Stengelknoten und besonders der Internodien finden wir auch sehr häufig viele ganz winzige, selten etwas grössere Fetttröpfchen, die aber im Ganzen im Plasma der Zelle sehr zerstreut liegen und im Verhältniss zu der Masse des Plasmas spärlich sind. In einigen Fällen sind aber ganz bedeutende Mengen von Fett in älteren Zellen zu finden. In jungen Zellen ist Fett niemals zu beobachten.

Im Plasma der jungen, embryonalen Zellen findet man noch ziemlich viele, sich stark mit Safranin tingirende, verschieden grosse Körner von unregelmässiger Gestalt. In älteren Zellen verschwinden

1) Vergl. auch Giesenhagen, Flora 1896, p. 429 und Taf. X, Fig. 14.

sie meistens. In den sich langstreckenden Internodialzellen der Stengel und der Blätter (niemals aber, soweit ich weiss, in der Berindung) und in den Hüllzellen der Oogonien gehen sie, indem sie sich allmählich vergrössern und Fortsätze treiben, in ziemlich grosse, verzweigte Körper über, welche in den Internodialzellen immer in Unmasse vorhanden sind. Sie müssen also sich dort entweder durch Theilung oder durch Neubildung vermehren (Fig. 23, Taf. XII). Sie sind keine Artefacte, denn sie sind bei *Chara fragilis* bei ganz verschiedenen Fixirungsmethoden und auch bei Hämatoxylinfärbung immer sehr deutlich und zahlreich. Diese verzweigten Körper sind wahrscheinlich identisch mit den „grobkörnigen Gebilden mit tinctionellen Eigenschaften des Chromatins", welche Kaiser[1]) in den Internodien von *Chara* erwähnt und für identisch mit den Gerbstoffkugeln der Nitellen hält, ferner auch mit den Körnern „von bedeutender Grösse und abnormer Gestalt", die Zimmermann[2]) bei *Chara* spec. fand.

Es ist mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, dass diese Körper aus den nucleolenartigen Körnern des Cytoplasma der jungen Zellen hervorgehen, und eine solche Metamorphose, die in den Internodialzellen nicht allzu schwer zu verfolgen ist, spricht auch stark gegen die Ansicht Schottländer's, dass diese Körner Leukoplasten seien, was ich übrigens auch schon aus anderen Gründen (p. 637, Note 1) nicht annehmen konnte.

Diese Arbeit wurde an demselben Material und mit derselben Technik, sehr häufig auch unter Verwendung schon früher angefertigter Präparate, wie meine frühere[3]) Untersuchung in dem botanischen Institut zu Bonn ausgeführt. Ich benutze diese Gelegenheit, um meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Strasburger, hier meinen innigsten Dank für die vielfache Anregung und Unterstützung auszusprechen.

Zusammenstellung der Resultate.

1. Es findet auch bei der Entwickelung der Eizelle von *Chara* keine Reduction der Chromosomenzahl statt.

---

1) Botan. Zeitung 1896, p. 76.

2) Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pflanzenzelle, Heft I, 1890, p. 51.

3) Jahrb. f. wiss. Botanik, 1897, p. 229—230.

2. Vor der Bildung der Spindel entstehen nach der Auflösung der Kernwand um die Kernhöhle protoplasmatische Strahlungen.
3. Die Zellplatte entsteht aus Verdickungen der Verbindungsfäden, letztere trennen sich später von den Tochterkernen ab und werden wahrscheinlich in die Zellplatte eingezogen.
4. Bei der ersten Theilung in einen Blattknoten wird die Zellplatte nur durch den peripherischen Tochterkern gebildet, der andere scheint sich daran gar nicht zu betheiligen.
5. In den Kernen fast aller definitiv gebildeten Zellen finden eigenthümliche Veränderungen der Nucleolen und des Kerngerüstes statt, die schliesslich in vielen Zellen zur Fragmentation führen. Die Fragmentation ist einfach eine Durchschnürung des langgestreckten Zellkernes; Differenzirungen und Umlagerungen des Chromatins finden dabei nicht statt, mit Karyokinese hat sie nichts zu thun.
6. Keine der Zellen, deren Zellkern auch nur die Anfänge dieser (Nr. 5) Veränderungen zeigt, ist noch befähigt, sich zu theilen. Alle Neubildungen gehen aus besonderen, im embryonalen Zustand zurückgebliebenen Zellen des Stengelknotens in den Achseln der Blätter hervor.
7. Die Membran der Characeen zeigt meistens keine Cellulosereaction.
8. Die Vacuolen entstehen wahrscheinlich durch Vergrösserung oder Verschmelzung von Waben des Plasmas.

Citirte Literatur.

A. de Bary, Ueber den Befruchtungsvorgang bei den Charen. Monatsber. d. Berl. Akad., Mai 1871.

C. Correns, Ueber die Membran von *Caulerpa*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1894, Bd. 12, p. 355—367, Taf. XXIII.

Br. Dębski, Beobachtungen über Kerntheilung bei *Chara fragilis* Desv. Jahrb. f. wiss. Botanik 1897, Bd. XXX, p. 227—248, Taf. IX u. X. Auch in den „Bonner Cytologischen Studien“.

Flemming, Referat über „Amitose“. Merkel und Bonnet's Ergebnisse, Bd. 2, 1892.

K. Giesenhagen, Untersuchungen über die Characeen.

I. Die Wurzelknöllchen der Characeen. Flora 1896, Bd. 82, p. 381—433, Taf. X.

II. Der Bau der Sprossknoten bei den Characeen. Flora 1897, Bd. 83, p. 160 bis 202, Taf. V und 1898, Bd. 85, p. 19—64, Taf. III—IV.

Goeppert und Cohn, Ueber die Rotation des Zellinhaltes in *Nitella flexilis*. Botan. Zeitung 1849, p. 665—673, 681—691, 697—705, 713—719, Taf. XA.

F. Johow, Die Zellkerne von *Chara foetida*. Botan. Zeitung 1881, No. 45—46, p. 729—743, 745—753, Taf. VII.

O. Kaiser, Ueber Kerntheilungen der Characeen. Botan. Zeitung 1896, Bd. 54, p. 61—79, Taf. II.

W. Migula, Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora etc. 5. Bd.: Die Characeen. Leipzig 1890—1897.

D. Mottier, Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, 1897, p. 169 bis 204. Auch in den „Bonner Cytologischen Studien".

F. Noll, Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembranen. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellsch., Bd. 15, 1887, p. 101.

C. E. Overton, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Characeen. Botan. Centralbl. 1890, Bd. 44, p. 1—10, 33—38.

J. Richter, Ueber Reactionen der Characeen auf äussere Einflüsse. Flora 1894.

F. Schmitz, Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten. Verhandl. d. Naturf.-Ver. d. Rheinlande und Westphalen zu Bonn, 4. Aug. 1879, p. 345.

— —, Untersuchungen über die Structur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Ibidem, 13. Juli 1880, p. 159.

P. Schottländer, Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen. Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, 1893, Bd. 6, p. 267—304.

E. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung, 3. Aufl. Jena 1880.

— —, Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 21, 1882, p. 476.

— —, Die pflanzlichen Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXI, 1898, p. 511, 598, Taf. XV u. XVI.

M. Treub, Notice sur les noyaux des cellules végétales. Arch. de Biol. 1880, Bd. 1, p. 393—404.

F. Went, Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung. Jahrb. f. wiss, Botanik, Bd. XIX, 1888, p. 295—357, Taf. VII—IX.

E. Zacharias, Ueber den Nucleolus. Botan. Zeitung 1885, p. 257.

— —, Ueber Kern- und Zelltheilung. Botan. Zeitung 1888, No. 3—4, p. 33—40, 49, Taf. II.

— —, Ueber Entstehung und Wachsthum der Zellhaut. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XX, 1889, p. 107—132, Taf. VII—IX.

A. Zimmermann, 4. Ueber bisher nicht beobachtete Inhaltskörper des Assimilationsgewebes. Zimmermann's Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pflanzenzelle, I. Bd. 1890, p. 38—53.

— —, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jena 1896.

Figuren-Erklärung.

Die Zeichnungen sind mit der Camera nach Abbé, neuerer Construction, und mit dem Immersionsapochromat von Zeiss, 2 mm Brennweite und 1,3 App., gezeichnet. Die Vergrösserungen der Zeichnungen wurden jedesmal direct gemessen.

Tafel XI.

Fig. 1. Längsschnitt durch eine junge Oogonium-Anlage. In dem dazugehörigen Antheridium vollzieht sich der Uebergang aus dem 16zelligen in das 24zellige Stadium. In der Endzelle sind noch Vacuolen zu sehen. *ov* = Eimutterzelle (Endzelle). *a* = Hüllzellen. *b* = Centralzelle der Berindung. *c* = Stielzelle des Oogonium. *d* = Centralzelle des Basilarknotens des Antheridium. *e* = Eine Zelle des Blattknotens. *f* = Stück einer der peripherischen Zellen des Antheridium. 650.

Fig. 2. Junges Oogonium während der Kerntheilung bei der Bildung der Wendezelle. Hüllschläuche (*b*) noch gerade. *a* = Krönchen. *c* = Stielzelle. 650.

Fig. 3. Chromosomen aus der Karyokinese. Aus Fig. 2 hier stärker vergrössert. 1920.

3a. Unterer Schnitt. *a* = Stücke von Chromosomen aus dem folgenden Bild 3b, hier zur Orientirung mitgezeichnet. *b* = Nucleolen. Es sind drei Chromosomenpaare zu sehen (*1—3*).

3b. Untere Fläche des mittleren Schnittes. Vier neue Chromosomenpaare (*4—7*) und mehrere Stücke von Chromatin. *a* = Stücke von Chromosomen, durch das Messer verschoben (auch in der Fig. 3a angedeutet).

3c. Untere Fläche des mittleren Schnittes bei ein wenig höherer Einstellung. Fünf neue vollständige Chromosomenpaare (*8—12*). Ein Theil von *8* ist schon in Fig. 3b gezeichnet; *12* fast in Profilansicht.

3d. Obere Fläche des mittleren Schnittes bei tiefer Einstellung (ein wenig nur höher als 3c). Sechs neue Chromosomenpaare (*13—18*). *15* im Profil. *9* (von Fig. 3c) nur angedeutet. *a* = Ein schwer zu beurtheilendes Chromosomenpaar; Enden wohl senkrecht zur Schnittebene. *b* = Bruchstücke eines Chromopaares (vielleicht zu *a* gehörig).

3e. Oberer Oberflächenschnitt. Zwei weitere Chromosomenpaare (*19—20*). Bruchstücke von Chromosomen.

Fig. 4. Längsschnitt durch ein Oogonium, bald nach der Bildung der Wendezelle. Im Plasma der Eizelle rothe Körper. *a* = Wendezelle. Die Hüllschläuche noch erst schwach gebogen. 325.

Fig. 5. Ein etwas schiefer Längsschnitt durch ein junges Oogonium zu Beginn der Fettbildung. Eikern noch in der Mitte der Eizelle. In den Hüllschläuchen rothe Körper. *a* = Ein Stück der Wendezelle. 325.

Fig. 6. Ein Längsschnitt durch ein Oogonium, bald vor dem Beginn der Stärkebildung. Von Fett nur die in der optischen Ebene selbst liegenden Tröpfchen eingezeichnet (sonst ist die Eizelle ganz schwarz von Fett). Eikern an die Basis der Zelle gerückt. *a* = Wendezelle. 325.

Fig. 7. Längsschnitt durch ein Oogonium. Beginn der Stärkebildung. *a* = Wendezelle. *b* = Empfängnissfleck, frei von Fett und Stärke. 325.

Fig. 8. Eine Kerntheilung im Blattknoten (vorletzte peripherische). Auflösung der Kernmembran. 1920.

Fig. 9. Erste Zelltheilung im ersten Blattknoten. (Querschnitt durch die Vegetationsspitze, schief durch das Blatt.) Beginn der Spindelbildung. Strahlung um die Kernhöhle. Chromosomen nach der Mitte zusammengedrängt. *a* = Stück der darunter liegenden Internodialzelle. *b* = Wand des Stengels. Rothe Körper im Plasma. 1775.

Fig. 10. Querschnitt durch das Blatt. Erste Theilung in einem Blattknoten. Bildung der Zellplatte. Die Strahlung der Verbindungsfäden geht nur von dem peripherischen Kern aus. Die Zellplatte hat noch nicht die Zellwand erreicht. Die einzelnen Körner der Zellplatte noch nicht verschmolzen, im Verlauf der Verbindungsfäden liegend. *a* = Ansammlung von stark blau sich färbender Substanz um die Zellplatte. 1920.

Fig. 11. Eine Zelle aus der Stengelrinde während des Zellplattenstadiums. Die Verbindungsfäden haben sich vom Zellkern losgelöst und strahlen nur von der Zellplatte aus. Die Zelle ist schwach plasmolysirt. Zellplatte eckig hervorragend. 1920.

Fig. 12. Der Zellkern einer fast soeben gebildeten Blattinternodialzelle, von oben gesehen. Die Structur ist noch normal, die Nucleolen central, rund. 1920.

Fig. 13. Längsschnitt durch ein Blatt. Eine junge Internodialzelle mit der über ihr gelegenen Knotenzelle. Der Nucleolus ist schon peripherisch und kreisförmig gekrümmt (man sieht nur zwei Querschnitte von ihm). 1385.

Fig. 14. Der Kern des obersten Internodiums des Stengels, von oben gesehen. Nucleolus schon peripherisch und unregelmässig, zeigt aber noch Vacuolen. Um den geschrumpften Kern die weit entfernte Kernmembran (*m*). 1385.

Fig. 15. Der Zellkern aus einem Querschnitt durch ein junges Blattinternodium. Chromatingerüst geschrumpft; Nucleolus peripherisch und halbkreisförmig. 1385.

Fig. 16. Wie Fig. 15, aber ein älteres Stadium. Nucleolus ringförmig gebogen, verzweigt, mit verdünnten Stellen. 1385.

Fig. 17. Ein älteres Stadium als Fig. 16. Chromatingerüst geschrumpft. Nucleolus verzweigt, peripherisch. Nur die eine Seite des Zellkerns ist gezeichnet. 1385.

Fig. 18. Der Zellkern aus dem Querschnitt durch das zweite Stengelinternodium (unmittelbar unter dem der Fig. 14). Chromatingerüst geschrumpft, Nucleolus verzweigt, zum Theil fragmentirt. *a* = Durchschnitte der Verästelungen des Nucleolus. 1920.

Fig. 19. Zellkerne aus einem Stengelknoten (Blattbasilarknoten). In den Blättern die letzten peripherischen Theilungen der Knotenzellen. Chromatingerüst nicht mehr geschrumpft, der Kernmembran dicht anliegend. Nucleolen fragmentirt. 1357.

Fig. 20. Schnitt durch einen jungen Zellkern (schon fragmentirt) aus dem dritten Internodium des Stengels (unmittelbar unter dem der Fig. 18). 1385.

Fig. 21. Die Oberfläche eines Zellkerns aus derselben Zelle wie Fig. 20. Die Knoten des Chromatingerüstes in Längsreihen angeordnet. 1385.

Tafel XII.

Fig. 22. Theil eines Schnittes durch einen fragmentirten Zellkern aus einem älteren Stengelinternodium. Nucleolen fast vollständig in kleine Körner zerfallen. 1385.

Fig. 23. Theil eines Längsschnittes durch ein jüngeres (fünftes) Internodium (so wie ungefähr den zweiten unter dem der Fig. 20). Partie des Wandbelegs. Hautschicht, Chlorophyllkörner, ein Schnitt durch einen fragmentirten Zellkern. Verzweigte, roth sich färbende Körper. Das Plasma ist aus unregelmässigen und ungleichen Waben aufgebaut. 1385.

Fig. 24. Querschnitt durch einen fragmentirten Zellkern aus einem ausgewachsenen Internodium. 1920.

Fig. 25. Ein Zellkern aus einem jungen Röhrchen der Blattrinde. Der Nucleolus wandert an die Peripherie. 1385.

Fig. 26. Theil eines Längsschnittes durch einen der Zellkerne eines sehr alten Stengelinternodiums. Nucleolen sehr zahlreich und zum Theil winzig. Chromatingerüst sehr fein. 2750.

Fig. 27. Peripherischer Theil eines Längsschnittes durch ein junges Blattinternodium während der Bildung der Vacuolen. 1850.

Fig. 28. Querschnitt eines Theils des Wandbelegs aus einem jungen (dritten) Stengelinternodium mit eben angelegtem Chlorophyll. Nucleolenartige Körper im Plasma schon regelmässig gestaltet. 1385.

Fig. 29. Theil des äusseren Wandbelegs aus einem Längsschnitt durch eine Zelle der jungen Blattrinde. 1357.

Fig. 30. Oberflächenansicht eines Theiles des Wandbelegs aus der Rinde eines jungen (fünften) Stengelinternodiums. Chlorophyllkörner. 1385.

Beiträge zur Kenntniss des Wachsthums der trachealen Elemente.

Von

Alexander Nathansohn.

Mit Tafel XIII.

In jugendlichen Pflanzentheilen ist das Wasserleitungssystem fast immer dasjenige Gewebe, dessen definitive Differenzirung am frühesten beendet ist. Mitunter sind seine Elemente durch die Verholzung und die eigenthümliche Sculptur ihrer Wände, sowie durch den Verlust des lebendigen Inhalts bereits in Zonen gekennzeichnet, deren übrige Gewebe zum Theil noch meristematischen Charakter tragen.

So treten in apicalen Sprossvegetationspunkten verholzte Gefässe in noch ganz jugendlichen Spross- und Blattanlagen auf, und in intercalaren Embryonalzonen, wie wir sie z. B. bei Monokotylenblättern vielfach antreffen, durchziehen sie die gesammte meristematische Region, um so die Continuität der Wasserleitungsbahnen zwischen den ausgewachsenen Theilen, welchen die Intercalarzone eingeschaltet ist, herzustellen.

Ueber den Zeitpunkt, in dem das lebende Plasma aus den Gefässen und Tracheïden verschwindet, hat Lange[1]) eingehende Untersuchungen angestellt. Er fand, dass in den meisten Fällen, auch in jugendlichen, noch wachsthumsfähigen Organen der lebendige Inhalt bald nach der Beendigung ihrer Ausbildung aus den Trachealelementen verschwindet. Man kann sich mit Hilfe der von Lange angegebenen Methode (Färbung der im plasmolysirten Zustand fixirten Objecte) überzeugen, dass dasselbe auch für die intercalaren Wachsthumszonen der Monokotylenblätter gilt; auch hier führen,

1) Lange, Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung der verholzten Gefässe und Tracheïden. Flora 1891, Bd. 74, p. 393 ff.

wie ich z. B. bei *Hyacinthus orientalis* constatirte, nur die jüngsten, noch in Ausbildung begriffenen Gefässe lebendiges Plasma, während die übrigen ihren Inhalt bereits verloren haben.

Die Bedeutung dieser Thatsachen werden wir wohl darin zu suchen haben, dass den Anforderungen, welche an die Wasserleitungsbahnen gestellt werden, ausschliesslich ein eigens für diese Function differenzirtes Gewebesystem Genüge zu leisten vermag. Wenn auch auf kurze Strecken hin gelegentlich Wasser durch lebendes, plasmaführendes Gewebe geleitet werden muss, so scheint doch der Transport grösserer Wassermassen auf beträchtliche Entfernung die Mithilfe todter Leitungswege zu erfordern. Daher verlieren die Trachealelemente so frühzeitig ihren plasmatischen Inhalt. In Folge dessen bedürfen sie auch eines besonderen mechanischen Schutzes, damit sie nicht durch die lebhaft wachsenden Nachbarzellen zusammengepresst werden, und diese wird ihnen durch die verholzenden Verdickungsleisten zu Theil.

Die frühzeitige Differenzirung bringt es nun mit sich, dass die trachealen Elemente in völlig ausgebildetem Zustand eine oft recht beträchtliche Streckung durchzumachen haben. So hat z. B. Dodel[1]) berechnet, dass die ersten Gefässe des Epikotyls von *Phaseolus multiflorus* sich bis auf das 10—15fache ihrer ursprünglichen Länge strecken. Noch viel beträchtlicher wird aber oft die Streckung der ersten Gefässe bei denjenigen Organen sein müssen, die ihre definitive Länge durch eine intercalare Wachsthumszone erreichen. Die primären Gefässe finden sich z. B. bereits in den nur wenige Millimeter messenden Blattanlagen vor, während die erwachsenen Blätter oft einige hundert Mal länger werden.

Diese Betrachtungen veranlassen uns zu der Frage, ob die Eigenthümlichkeiten der Trachealelememte — frühzeitiger Verlust des Plasmas und Verholzung der Membran — ein derartig ausgiebiges Längenwachsthum überhaupt ermöglichen. Zunächst ist es klar, dass wenn ein plasmaleeres Gefäss sich am Längenwachsthum des Organs betheiligt, dies nicht auf dieselbe Weise geschehen kann, wie bei einer lebenden, protoplasmahaltigen Zelle. Passive Dehnung und Beeinflussung durch die Nachbarzellen sind die einzigen Wege, die die Streckung derartiger Elemente ermöglichen.

1) Dodel, Der Uebergang des Dikotyledonenstengels in die Pfahlwurzel. Jahrb. f. wiss. Botanik 1872, Bd. VIII, p. 189.



Es fragt sich, ob diese Mittel genügen, um ihnen ein Längenwachsthum zu gestatten, welches mit demjenigen der umgebenden Gewebe gleichen Schritt hält, oder ob zur Erhaltung der Continuität der Wasserbahnen, insbesondere in intercalaren Vegetationszonen, andere Einrichtungen nöthig sind.

Auch die frühzeitige Verholzung ist ein Factor, welcher den Wachsthumsprocess der Trachealemente nicht unwesentlich complicirt. Denn nach unseren bisherigen Erfahrungen pflegt die Zellmembran nach ihrer Verholzung nicht mehr zu wachsen [1]). Wenn die Trachealelemente aber trotzdem ihre Streckungsfähigkeit noch längere Zeit bewahren sollen, so ist dies nur dadurch möglich, dass sich der Verholzungsprocess nicht auf ihre ganze Membran erstreckt, sondern nur auf einen Theil derselben, der am Wachsthum nicht theilzunehmen braucht. Diese Voraussetzung finden wir bei den Ring- und Spiralgefässen der jugendlichen Organe erfüllt, bei denen die Verdickungsleisten früh verholzen, die eigentliche Gefässwand aber unverholzt bleibt [2]). Wenn solche Gefässe in die Länge wachsen, tritt bekanntlich ein Auseinanderrücken der Ringe, resp. Steilerwerden der Spiralen ein. Dem Studium gewisser Einzelheiten, die sich beim Abrollen der Spiralen beobachten lassen, war ein Theil der folgenden Untersuchungen gewidmet.

Die eben charakterisirten Gefässe gelten allgemein als die eigentlichen Trachealelemente der wachsenden Zonen [3]). Dagegen hat Lange [4]) vor einigen Jahren die Angabe gemacht, dass sich bei gewissen Pflanzen in der wachsenden Zone auch Tüpfelgefässe finden, also Gefässe, bei denen sich die Verholzung auf die ganze Ausdehnung der Membran erstreckt.

Diese Angaben nachzuprüfen, und gegebenen Falls das Verhalten dieser Gefässe während des Längenwachsthums zu untersuchen, war eine der Aufgaben dieser Arbeit.

---

1) Schellenberg, Beiträge zur Kenntniss der verholzten Zellmembran. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIX, p. 249.

2) Schellenberg, l. c., p. 250 u. 259.

3) Nägeli, Das Wachsthum des Stammes etc. Beitr. z. wiss. Botanik 1858, Heft I, p. 6 f.

4) Lange, l. c., p. 426 ff.

I. Die Spiralgefässe.

Wir wollen nunmehr die Wachsthumsverhältnisse eines Spiralgefässes vom Beginne seiner Entwickelung an betrachten. Für die Untersuchung der ersten Stadien eignen sich am besten dünne Monokotylenblätter, die man zu diesem Zwecke nach der bekannten Methode in Chloralhydratlösung aufhellt. Ich verwandte hauptsächlich Laubblätter von *Antholyza aethiopica* und *Freesia refracta*, sowie die weissen Niederblätter von *Crocus vernus*. In jungen Blättern findet man oft Gefässbündel, die nur aus einem einzigen Strange von Tracheïden bestehen, und sich daher ganz besonders für die Untersuchung eignen. Ferner kann man auch an zarten Keimlingen, wie z. B. denen des Klees, mit Hilfe von Chloralhydratlösung die in Entstehung begriffenen Blattspuren sichtbar machen.

In den eben angelegten Spiraltracheïden und Gefässgliedern liegen die Spiralwindungen dicht beieinander, und zwar sind sie auf der ganzen Ausdehnung der Zellmembran in gleichmässigen Abständen vertheilt. Mit zunehmender Länge der Zelle findet allmähliches Steilerwerden der Spirale statt. Wenn die Trachealelemente hierbei nur dem Wachsthum der umgebenden Zellen folgen würden, so müsste die Streckung auf die ganze Länge der Membran so gut wie gleichmässig vertheilt sein, und wir dürften erwarten, dass während des gesammten Wachsthumsprocesses die Constanz der Abstände zwischen den einzelnen Spiralwindungen gewahrt bliebe. Das ist aber durchaus nicht immer der Fall. Im Gegentheil, in weitaus den meisten Fällen sehen wir, dass in Tracheïden, die sich ein wenig gestreckt haben, die Abstände der Spiralwindungen der apicalen Theile grösser sind als diejenigen in der Mitte des Elementes. Diese Erscheinung kann man sehr deutlich an den oben erwähnten, einzelnen Tracheïdensträngen der Monokotylenblätter beobachten; sehr verbreitet ist sie auch in netznervigen Dikotylenblättern, z. B. bei *Impatiens Sultani*, bei der die Gefässe ziemlich gross sind, und sich daher zum Studium dieser Erscheinung besonders eignen. In Fig. 1 und 2, Taf. XIII habe ich derartige Fälle dargestellt. Wir schliessen aus derartigen Beobachtungen, dass das Wachsthum der betreffenden Trachealelemente ein verhältnissmässig selbstständiges ist, und sich am intensivsten an den apicalen Theilen abspielt; mit diesem selbstständigen Wachsthum ist unbedingt ein Gleiten auf den Membranen der Nachbarzellen verbunden. Aehnliche Wachsthumsvorgänge sind längst bei

Cambiumzellen bekannt, diese können ihre Streckung noch Jahre lang nach beendigtem Längenwachsthum der umgebenden Gewebe fortsetzen[1]). Aus den oben erwähnten Beobachtungen ersehen wir, dass diese Fähigkeit des Eigenwachsthums mit der Differenzirung in Trachealelemente nicht sogleich erlischt.

Diese Wachsthumserscheinung hat selbstverständlich das Vorhandensein lebenden Plasmas in den Tracheïden zur Voraussetzung und ist daher auf die jüngsten Entwickelungsstadien beschränkt. Denn wie ich schon oben anführte, verschwindet der lebendige Inhalt der Trachealelemente meist sehr früh, zu einer Zeit, in der die Spiralleisten noch lange nicht ihre definitive Steilheit erreicht haben. Schon daraus ergiebt sich ohne Weiteres, dass eine Dehnung der todten Elemente stattfinden muss. Doch kann man sich auf folgende Weise direct davon überzeugen: Wenn man dünne Lösungen (ich verwandte solche von 0,5 %) von Eisenlactat und Ferrocyankalium nacheinander in lebhaft transpirirende Sprossgipfel aufsteigen lässt, so entstehen an den Wänden der wasserleitenden Elemente Niederschläge von Berliner Blau; oft tritt an den Spiralen die Färbung besonders deutlich hervor. Diese Niederschläge sind stets auf eine verhältnissmässig geringe Anzahl von Gefässen in jedem Bündel beschränkt; nie habe ich die Wände benachbarter Parenchymzellen oder junge Gefässe, welche noch Scheidewände und lebenden Inhalt aufwiesen, gefärbt gefunden. Die Färbung ist also auf die wasserleitenden Trachealelemente beschränkt, und wir müssen annehmen, dass in denjenigen Zellen, deren Wandungen gefärbt sind, die Lösungen im Lumen aufgestiegen sind, dass wir es also mit plasmaleeren Elementen zu thun haben. Lässt man derartige Sprosse, nachdem man sie in Wasser gesetzt hat, weiter wachsen, so findet man, wenn man nach Ablauf von 12—24 Stunden die Gefässbündel untersucht, dass der ursprünglich die ganze Wand homogen bedeckende Niederschlag in einzelne Schollen zerfallen ist, welche durch die Streckung oft weit auseinander gezogen sind. Zwischen den Schollen ist die ungefärbte Gefässmembran sichtbar, und man kann auf diese Weise oft nicht unbeträchtliche Dehnung der Gefässe constatiren.

Vermuthlich handelt es sich hierbei um plastische Verlängerung der Membran. Bekanntlich ist bei verschiedenen Zellmembranen das Verhältniss zwischen Elasticitätsmodul und Festigkeits-

---

1) Vergl. insbesondere die Messungen von Sanio in: Anatomie der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris*). Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. IX (1873), p. 52 ff.

modul ein verschiedenes, d. h. die Möglichkeit einer plastischen Dehnung ist nicht überall in gleichem Maasse vorhanden. Während z. B. bei den Membranen der reizbaren Cynareen-Staubfäden diese Grössen völlig oder nahezu gleich sind[1]), wird nach Ambronn[2]) die Elasticitätsgrenze der Collenchymzellen schon bei einer Belastung von 1—2 kg pro Quadratmeter überschritten, während Zerreissung erst bei 8—12 kg eintritt. Die Membranen der in Rede stehenden Gefässe gestatten offenbar die plastische Dehnung in besonders hohem Maasse. Wie weit den begleitenden Parenchymzellen eine Rolle bei diesem Wachsthumsprocess zuzuschreiben ist, muss dahingestellt bleiben. Es wäre denkbar, dass sie auf die Herstellung oder Erhaltung des plastischen Zustandes der Gefässwand einen Einfluss haben. Ausgeschlossen ist es ja auch nicht, dass von diesen Zellen aus Substanzeinwanderung in die Membranen stattfindet. Im Grunde genommen wäre dies dasselbe, wie wenn die äussersten Lamellen einer dicken Zellwand durch Intussusception wachsen. Doch ist hierbei zu bemerken, dass es anscheinend Fälle giebt, in denen die äussersten Schichten dicker Membranen ebenfalls nur mit Hilfe plastischer Dehnung sich strecken[3]).

Wir müssen uns nun fragen, ob ein derartiges Längenwachsthum die Gefässe in Stand setzt stets der Streckung der benachbarten Gewebe zu folgen. Für gewisse Fälle, in denen die Lage des Gefässbündels ein langandauerndes Wachsthum erfordert, ist gelegentlich dargethan worden, dass die alten Gefässe schliesslich reissen und durch junge ersetzt werden müssen. So erwähnt Markfeld[4]) ein Zerreissen nach vorausgegangener Dehnung bei den Tracheïden der Blattspuren immergrüner Blätter, Strasburger[5]) bei den Kurztriebspuren von *Pinus*, Klebahn[6]) bei den Gefässen der subcorticalen Wurzelanlagen von *Herminiera Elaphroxylon*.

Die Zerstörung von Gefässen auf diese Weise ist eine allgemein verbreitete Erscheinung. Wenn man nach der oben angegebenen Methode in den Wasserleitungsbahnen Niederschläge

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I. Aufl. (1881), Bd. II, p. 11.

2) Ambronn, Sitzungsber. d. botan. Ver. d. Provinz Brandenburg, Bd. 22 (1880), p. 48. Citirt bei Pfeffer, l. c.

3) Noll, Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellsch., Bd. XV, 1885. — Zimmermann, Beiträge z. Morphol. etc., Bd. I, Heft I (1890), p. 175.

4) Markfeld, Das Verhalten der Blattspurstränge etc. Flora 1885; Bd. 68.

5) Strasburger, Histologische Beiträge III, p. 114 f. (1891).

6) Klebahn, Wurzelanlagen unter Lenticellen etc. Flora 1891, Bd. 74.

von Berliner Blau hervorruft, so kann man beobachten, dass die ältesten Gefässe mit stark gedehnten Spiralen niemals gefärbte Wandungen aufweisen; sie sind offenbar für den Wassertransport untauglich, obwohl wir an ihnen nicht immer die Spuren des Zerreissens wahrzunehmen vermögen. In weit höherem Maasse können wir aber die Zerstörung von Gefässen in den intercalaren Vegetationszonen der Monokotylenblätter beobachten. Bereits in ziemlich jungen Gefässbündeln finden wir von den zuerst angelegten Gefässen nur noch die Verdickungsleisten. Fig. 3, Taf. XIII stellt ein jugendliches Gefässbündel aus der Embryonalzone eines Blattes von *Galtonia candicans* dar. *r* und *sp* sind die Ringe resp. zerrissenen Spiralen der ersten Gefässe, das Ringgefäss *rg* ist auch bereits zum Theil zerstört, während *spg* ein soeben aus dem Cambium hervorgegangenes Spiralgefäss darstellt. Untersuchen wir etwas ältere Gefässbündel, so finden wir nebeneinander die zerrissenen Verdickungsleisten einer grossen Anzahl von Spiralgefässen, während von den Ringgefässen oft keine Spur zu entdecken ist; andererseits ist das Cambium in steter Neubildungsthätigkeit begriffen.

Ein solches Zerreissen bei länger andauerndem Wachsthum lässt sich oft bei den äussersten Membranlamellen von Fadenalgen beobachten; doch lässt dies, wie Zimmermann[1]) bemerkt, keinen Schluss auf die Art des voraufgegangenen Wachsthums (Dehnung oder Intussusception) zu.

Bei länger andauerndem intercalaren Wachsthum führt begreiflicher Weise diese Zerstörung der Gefässe einen nicht unbeträchtlichen Materialverlust herbei; und dementsprechend finden wir auch eine Einrichtung, die geeignet ist, bis zu einem gewissen Grade eine Ersparniss zu bewerkstelligen. Wir können die fragliche Erscheinung an den Tracheïdenzügen der Blätter von *Crocus*, *Freesia* etc., die wir in Chloralhydratlösung aufgehellt haben, sehr schön beobachten. Die eben angelegten Tracheïden schliessen sich stets an eine ältere an, so dass wir erwarten dürften, schliesslich einen continuirlichen Strang vor uns zu haben. Dies ist aber nicht immer der Fall; haben die Tracheïden einen gewissen Grad der Streckung durchgemacht, so treten oftmals Lücken im Strang auf, die nur dadurch entstanden sein können, dass einzelne Tracheïden dem Wachsthum der umgebenden Gewebe nicht vollständig gefolgt

---

1) Zimmermann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Bd. I, Heft 1 (1890), p. 174.



sind und dadurch passiv auseinander gezogen wurden, während ein Theil der benachbarten Zellen an ihnen vorübergleiten musste. Die so entstandenen Lücken bleiben nun nicht bestehen, sondern werden stets durch eine neu angelegte Tracheïde, welche stets an der grösseren Zartheit und geringeren Steilheit der Verdickungsleisten zu erkennen ist, geschlossen. Fig. 4, Taf. XIII stellt einen solchen Fall dar, der einem Blatte von *Freesia refracta* entnommen ist. Wiederholt sich dieser Vorgang an einem Tracheïdenstrange öfter, so folgen Elemente ganz verschiedenen Alters aufeinander, die allmählich durch Einschiebung entstanden sind.

Es erinnert dies Verhalten bis zu einem gewissen Grade an die eigenthümlichen Wachsthumsverhältnisse von *Conferva*[1]). Hier wird die Membran in der Mitte einer Zelle durchgeschnürt, und zwischen die Theilstücke ein H-förmiges Membranstück eingeschoben, welches die Mutterzelle in zwei Tochterzellen theilt; schliesslich besteht das Cellulosegerüst eines Fadens aus eingeschachtelten H-förmigen Stücken. In beiden Fällen wird durch dieses Einschieben neu gebildeter Elemente resp. Cellulosestücke der Materialverlust vermieden, der durch das Zerstören der nicht mehr wachsthumsfähigen Theile herbeigeführt werden würde.

II. Die Tüpfelgefässe.

Wie bereits erwähnt, hat Lange[2]) die Angabe gemacht, dass bei manchen Pflanzen, z. B. *Phaseolus multiflorus*, *Helianthus annuus* etc. Tüpfelgefässe in der Streckungszone vorkommen. Er hat die Tüpfelabstände in den Gefässen der wachsenden und der ausgewachsenen Theile untersucht und hat dabei diese Abstände überall constant gefunden, und schliesst daraus, dass die Tüpfelgefässe während des Wachsthums des Internodiums gleiten.

Eine nähere Prüfung der Lange'schen Angaben legt die Vermuthung nahe, dass sie auf Irrthum beruhen, dass sie nämlich ohne genügende Berücksichtigung der Verschiebung der Wachsthumszone während der Versuchsdauer zu Stande gekommen sind. Diese Verschiebung kann unter Umständen recht beträchtlich sein. Sie hängt einerseits natürlich von der Grösse des Zuwachses ab,

1) Berthold, Studien zur Protoplasmamechanik, 1886, p. 275 f.

2) Lange, Beiträge zur Kenntniss etc. Flora 1891, Bd. 74.



andererseits aber auch von der Wachsthumsphase, in der das betreffende Internodium sich gerade befindet. Denn anfangs nimmt die Streckungszone fortwährend an Länge zu: die Verschiebung ist also geringer als der Zuwachs. Später aber wird die Streckungszone immer kürzer, und dann ist die Verschiebung grösser als der Zuwachs. Die Angaben von Lange (l. c.) auf p. 416 *(Wistaria)*, 417 *(Phaseolus)*, 418 *(Cucurbita)* und 421 *(Helianthus)* sind anscheinend ohne Berücksichtigung der Wachsthumsverschiebung zu Stande gekommen. Es bleiben also noch die Beispiele auf p. 426 f. Lange sagt (p. 426), dass er, um dem hier erhobenen Einwande zu entgehen, stets „mehrere Millimeter" der scheinbaren Streckungszone zum ausgewachsenen Theile hinzugerechnet habe. Aus dem oben Angeführten ergiebt sich, dass z. B. für einen lebhaft wachsenden Spross von *Phaseolus* (die Dauer des Versuchs ist nicht angegeben; 24 Stunden?) die angenommene Verschiebung der Wachsthumszone um mehrere Millimeter unter Umständen viel zu gering sein kann.

Ich habe bei Untersuchung derselben Objecte die Ueberzeugung gewonnen, dass in diesen Fällen die Anlage der Tüpfelgefässe thatsächlich erst nach Beendigung des Längenwachsthums erfolgt. Wenn man Hypokotyle von *Cucurbita*, *Helianthus*, Epikotyle von *Vicia Faba*, *Phaseolus multiflorus* mit Tusche markirt und 12—24 Stunden wachsen lässt, so findet man zwar in der scheinbaren Wachsthumszone Tüpfelgefässe; bei Berücksichtigung des Gesammtzuwachses ergiebt sich aber, dass nichts zu der Annahme berechtigt, sie seien vor dem Erlöschen des Längenwachsthums gebildet worden. Es sei an dieser Stelle ein Beispiel mitgetheilt, das sich auf *Phaseolus multiflorus* bezieht:

Die Länge des Epikotyls betrug . . . . 55 mm
„ „ der ursprünglichen Wachsthumszone des ersten
Internodiums betrug . . . . 17 „
Nach Ablauf von 24 Stunden betrug ihre Länge . . . 31 „
Die Grösse des Zuwachses war . . . . 14 „

Die ersten Andeutungen zarter netzförmiger Verdickungen fanden sich in einer Region, die 10—11 mm in die scheinbare Wachsthumszone hineinragte.

Bei etiolirten Sprossen ist die Wachsthumszone bedeutend länger; dementsprechend findet die Bildung von Tüpfelgefässen später statt. So hatte bei einem etiolirten Keimling von *Vicia*

Faba (die Gesammtlänge des Sprosses betrug 70 mm) das erste Internodium die Länge von 55 mm; sein Zuwachs innerhalb 18 Stunden betrug 10 mm; die Tüpfelgefässe begannen ihre Entwickelung bei etwa 8—9 mm innerhalb der Wachsthumszone.

Wenn nunmehr auch klar ist, dass es sich hier nicht um eine zufällige Coincidenz des Beginnes der Tüpfelgefässbildung mit dem Erlöschen des Wachsthums handeln kann, so ist doch die causale Verkettung dieser beiden Erscheinungen noch in Dunkel gehüllt.

Wir könnten zunächst annehmen, dass das Erstarken der Gefässbündel bis zu dem Grade der Entwickelung, in dem die Tüpfelgefässbildung ihren Anfang nimmt, einer der Factoren sei, die durch mechanische Hemmung dem Längenwachsthum ein Ziel setzen. Denn wir wissen, dass in dem Momente, in dem das Wachsthum aufhört, noch nicht alle Gewebe die Wachsthumsfähigkeit eingebüsst haben, wie z. B. die Cambiumzellen[1]) und das Mark[2]); dieses letztere wird thatsächlich von den peripherischen Geweben am Wachsthum verhindert und beginnt, wenn es aus eben ausgewachsenen Theilen befreit wird, seine Streckung von Neuem. Diese Auffassung würde aber die ausserordentliche Regelmässigkeit nicht erklären, mit der die in Rede stehende Coincidenz auch unter völlig veränderten Wachsthumsbedingungen, z. B. an etiolirten Sprossen, eintritt.

Man könnte ferner vermuthen, dass die Bildung der Tüpfelgefässe ein bestimmtes Maass vorausgegangener Streckung der Cambiumzellen erfordert, ein Maass, das mit Erlöschen des Längenwachsthums erreicht wird. Dem steht aber entgegen, dass, wie Pfeffer[3]) zuerst beobachtete, in eingegypsten Sprossen die Bildung der Tüpfelgefässe allmählich, wenn auch langsam, fortschreitet. Ich habe z. B. beobachtet, dass ein erstes epikotyles Internodium von *Phaseolus vulgaris* von 3 cm Länge (unter normalen Verhältnissen wäre es wenigstens noch einmal so lang geworden) nach 5wöchentlichem Aufenthalt im Gypsverband selbst im jüngsten Theile getüpfelte Gefässe aufwies. Zu dieser Zeit hatte das betreffende Internodium seine Wachsthumsfähigkeit eingebüsst.

Wir müssen also annehmen, dass die Bildung der Tüpfelgefässe correlativ durch das Erlöschen der Streckung veranlasst wird. Auch

---

1) Nägeli, Beitr. z. wiss. Botanik, I (1858), p. 7. — Sanio, l. c.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II (1. Aufl., 1881), p. 57.

3) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung etc., 1893, p. 383.



jetzt bieten sich uns noch zwei Möglichkeiten dar: entweder ist es der Stillstand des Wachsthums selbst, der die Bildung getüpfelter Elemente direct veranlasst, oder es sind diejenigen Veränderungen, welche zum Verlust der Wachsthumsfähigkeit führen.

Wäre das erste der Fall, so müsste bei mechanischer Hemmung des Wachsthums, etwa durch einen Gypsverband, auf der ganzen Länge der an der Streckung verhinderten Zone dasselbe eintreten, wie bei normalem Erlöschen des Wachsthums: sofortige Anlage von Tüpfelgefässen. Das ist nun, wie schon oben erwähnt wurde, nicht der Fall; im Gegentheil rücken diese Elemente im eingegypsten Spross nur langsam acropetal vorwärts. Wenn man derartige Sprosse nach einiger Zeit aus dem Gypsverbande befreit und weiter wachsen lässt, so findet man in Bezug auf das Verhältniss zwischen Wachsthumsvertheilung und Anlage getüpfelter Gefässe dasselbe wie an normal gewachsenen Sprossen. So wies z. B. ein 40 mm langes Hypokotyl von *Helianthus annuus*, das ungefähr noch auf seiner ganzen Ausdehnung wachsthumsfähig sein musste, nach 14tägigem Aufenthalte im Gypsverband eine Streckungszone von 31 mm auf. Diese verlängerte sich innerhalb 18 Stunden um 12 mm; 13 mm innerhalb der scheinbaren Wachsthumszone fanden sich die ersten Spuren der Tüpfelgefässe.

Wir können also sagen, dass diejenigen Veränderungen der Gewebe, die schliesslich — unabhängig von vorausgegangener Streckung — den Verlust der Wachsthumsfähigkeit herbeiführen, correlativ die Bildung getüpfelter Gefässe veranlassen.

Diese Correlation braucht aber nicht in allen Organen zu bestehen. So können wir z. B. in den Wurzeln keine festen Beziehungen zwischen Wachsthum und Gefässart erkennen. Hier werden meist erst nach Erlöschen der Streckung einige Spiralgefässe gebildet, denen bald Tüpfelgefässe folgen.

In Folge dieses Mangels einer Regulation der Tüpfelgefässbildung durch das Wachsthum können wir es hier erreichen, dass unter abnormen Verhältnissen diese Elemente in der wachsthumsfähigen Zone angelegt werden. Bekanntlich hat Pfeffer[1]) gezeigt, dass in eingegypsten Wurzeln gleichzeitig mit der Verkürzung der Wachsthumszone die Gewebedifferenzirung, insbesondere die Bildung der Tüpfelgefässe acropetal vorrückt. Wenn man nun Wurzeln von *Vicia Faba* im Gypsverbande 6—8 Tage bei ca. 27° C. verweilen

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, 1893, p. 359 f.

lässt, so sind nach Ablauf dieser Zeit die Tüpfelgefässe bis auf eine Entfernung von ca. 1 mm von der Spitze vorgerückt. Die Länge der wachsthumsfähigen Zone dagegen beträgt noch etwa 3—4 mm und kann sich in 16 Stunden um etwa 5 mm verlängern, wovon der Haupttheil auf die Zone, die 2—3 mm von der Spitze entfernt ist, entfällt. Die Tüpfelgefässe sind also auch in dem in lebhaftester Streckung befindlichen Theile vorhanden. Untersucht man nach vorausgegangenem Wachsthum diese Region der Streckungszone anatomisch, so findet man in ihrem oberen Theile Tüpfelgefässe in den verschiedensten Altersstadien. Die Thatsache, dass wir hier neben ganz jungen auch solche finden, deren Ausbildung schon weit fortgeschritten ist, sowie der Vergleich mit den Controlobjecten, die gleich nach Befreiung aus dem Gypsverbande untersucht wurden, schützen hier vor dem Einwande, die Tüpfelgefässe seien erst nach Erlöschen des Wachsthums angelegt worden.

Diese Gefässe weisen nun vor und nach Streckung der betreffenden Wurzelregion denselben constanten Tüpfelabstand auf: es entfallen stets auf die Strecke von 25 μ 4—5 Tüpfel. Fig. 5, Taf. XIII stellt einen Schnitt aus einer Wurzel dar, die soeben aus dem Gypsverbande befreit wurde, Fig. 6 einen solchen nach 18stündigem Wachsthum. Man sieht, wie sowohl die Zellen der peripheren Gewebe *(r)* als des centralen Markes *(m)* sich während des Wachsthums gestreckt haben, die Abstände der Tüpfel dagegen unverändert geblieben sind. Es ist noch zu beachten, dass man an radial durchschnittenen Gefässen nie findet, dass die correspondirenden Tüpfel zweier benachbarter Gefässglieder sich gegeneinander verschieben. Die Gefässstränge gleiten demnach als Ganzes auf den Zellen der benachbarten Gewebe. Ob hierdurch auch in diesen Gewebepartien ein Gleiten in schwächerem Maasse stattfindet, wie es Krabbe[1]) bei der Entstehung der Gefässe annimmt, liess sich nicht entscheiden, weil das einzige Kriterium, die Länge der betreffenden Zellen, für derartige feinere Messungen nicht constant genug war.

Dieser Fall von gleitendem Wachsthum erinnert an denjenigen, den wir bei den Tracheïden in den Intercalarzonen monokotyler Blätter kennen gelernt haben (Fig. 4). In beiden Fällen handelt es sich um ein Vorbeiwachsen der parenchymatischen Gewebe an den Trachealelementen, die dem Wachsthum gar nicht oder nur

1) Krabbe, Gleitendes Wachsthum, 1886, p. 23 ff.

theilweise folgen. Diese Fälle des gleitenden Wachsthums unterscheiden sich von den bisher beschriebenen dadurch, dass es sich hier unbedingt um Gleiten ausgebildeter Zellmembranen aufeinander handeln muss, während die anderen Fälle auch die Erklärung zulassen[1]), dass die betreffende Zelle mit Hilfe localisirten Wachsthums in die benachbarten Gewebe hineinwächst, ohne dass die ausgewachsenen Membranpartien hierbei zu gleiten brauchen.

III. Allgemeines.

Ich will an dieser Stelle einige Fragen allgemeinerer Natur berühren, die sich an die mitgetheilten Beobachtungen knüpfen.

Wie bereits erwähnt, darf man nach den bisherigen Erfahrungen annehmen, dass die Zellmembran mit der Verholzung die Fähigkeit des Flächenwachsthums verliert. Zu diesen Erfahrungen gesellen sich nun noch die Beobachtungen, die ich an den Tüpfelgefässen der wachsenden Zonen gemacht habe. Dagegen hat Kohl[2]) in einer Anzahl von Fällen das Auseinanderrücken der Tüpfel während der Ausbildung der Gefässe beobachtet. Er giebt aber nicht an, ob zu dieser Zeit die Verholzung der Membran schon begonnen hat; bekanntlich fällt der Beginn dieses Processes nicht mit dem der Wandverdickung zusammen[3]).

Etwas Auffälliges hat die durch chemische Veränderungen der Membran hervorgerufene Unfähigkeit, das Flächenwachsthum fortzusetzen, durchaus nicht; wissen wir doch, dass z. B. das Flächenwachsthum von Algenmembranen durch Einlagerung von Congoroth sistirt wird[4]). Wenn aber Schellenberg[5]) bei Beurtheilung der physiologischen Bedeutung des Verholzungsprocesses gerade auf diesen Punkt das Hauptgewicht legen will, indem er sagt, die Verholzung sei dazu da, um Zellen am Wachsthum zu verhindern, wenn sie nicht mehr wachsen sollen, so scheint dieser Versuch aus mannigfachen Gründen verfehlt.

---

1) Zimmermann, Morphol. u. Physiol. d. Pflanzenzelle in Schenck's Handb. d. Botanik, Bd. III, 2, 1887, p. 65 ff.

2) Kohl, Mechanik der Reizkrümmungen, 1894, p. 39.

3) Vergl. Sanio, l. c., p. 63. — Lange, l. c., p. 405.

4) Klebs, Beitr. z. Physiol. d. Pflanzenzelle. Tübinger Untersuchungen, Bd. II, p. 516.

5) Schellenberg, Beitr. z. Kenntniss der verholzten Zellmembran. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIX (1896), p. 426 f.

Erstens ist nicht einzusehen, warum die Pflanze zur Regulirung ihres Wachsthums zu einem solchen mechanisch hemmenden Mittel zu greifen nöthig hätte; sehen wir doch, dass in unzähligen Fällen potentiell wachsthumsfähige Zellen und Gewebe das Wachsthum einstellen können.

Vor Allem ist aber zu beachten, dass die verholzten Zellen vielfach ihr Plasma bald nach Beendigung des Verholzungsprocesses verlieren, dass sie sich ferner oft in einer überwiegend aus todten Zellen gebildeten Umgebung befinden, und dass die Streckung des betreffenden Organs zur Zeit der völligen Verholzung stets aufgehört hat. Durch diese Umstände ist sowohl actives Wachsthum als passive Dehnung ausgeschlossen, und es bedarf keiner besonderen Mittel, um „die Membranen gewissermassen festzulegen, so dass sie ihre Form behalten und nicht mehr wachsen können“ (Schellenberg).

Schliesslich wäre vom Standpunkte der Schellenberg'schen Anschauungen die Bedeutung der Verholzung der Ring- und Spiralleisten absolut unverständlich. Diese haben weder den Zweck, noch besitzen sie die Fähigkeit, das Wachsthum der Membran zu sistiren. Derartige Bildungen bestärken uns in der Meinung, dass die verholzten Verdickungen nichts weiter sind und sein sollen, als mechanische Schutzmittel, die eine geeignete Aussteifung der Membranen herstellen.

Die Verholzung ist also keine zur Regulirung des Wachsthums dienende Einrichtung; im Gegentheil, wir haben oben gesehen, dass das Wachsthum regulatorisch auf die Anlage verholzter Elemente einwirkt, insofern als in Sprossen mit dem Erlöschen der Streckungsfähigkeit die Bildung getüpfelter Gefässe Hand in Hand geht.

Wir haben es hier mit einem jener correlativen Bildungsreize zu thun, die bei der Gewebedifferenzirung der Pflanzen sicherlich eine grössere Rolle spielen, als uns heute bekannt ist. Wenn wir auch von derartigen Correlationen wenig wissen, müssen wir doch ihre Existenz unbedingt fordern; denn die Entwickelung der Pflanzen wird in so ungeheurem Maasse von äusseren Bedingungen beeinflusst und modificirt, dass unbedingt ein Agens vorhanden sein muss, welches die harmonische Ausbildung der verschiedenen Gewebesysteme sichert.

Die Untersuchungen der letzten Jahre haben gezeigt, was für eine Rolle den Reizwirkungen in der thierischen Ontogenesis zukommt; insbesondere handelt es sich hierbei um tactische Reize;

nun sind zwar tactische Reize bei Pflanzenzellen innerhalb des Gewebeverbandes in Folge der festen Cellulosehüllen ausgeschlossen. Doch ist durch die Fähigkeit gewisser Zellen, sich während des Wachsthums gegeneinander zu verschieben, aufeinander zu gleiten, die Möglichkeit gegeben, dass die betreffenden Elemente durch Wachsthumskrümmungen reagiren. Wir haben gesehen, dass die jugendlichen Tracheïden oft die Fähigkeit haben, selbstständig zu wachsen und dabei auf den benachbarten Zellen zu gleiten. Ich erwähnte bereits, dass diese Erscheinung in ganz besonders auffälligem Maasse an den Gefässbündelanastomosen in Blättern zu beobachten ist. Die Vermuthung liegt nahe, dass bei Herstellung dieser Anschlüsse Reizwirkungen in hohem Maasse betheiligt sind. Gestützt wird diese Vermuthung insbesondere dadurch, dass gelegentlich an den Anastomosen eigenthümliche Gefässformen auftreten, die auf eine gegenseitige Beeinflussung der Elemente deuten; Fig. 7, Taf. XIII stellt einen derartigen Fall dar, der einem Kotyledon von *Ricinus communis* entnommen ist. Diese Bildungen erinnern in hohem Maasse an diejenigen, die Vöchting[1]) in krankhaften Geschwulsten, welche durch Transplantation in abnormer Stellung entstanden waren, fand (vergl. Vöchting's Figuren, z. B. l. c. Taf. X, Fig. 17). In der That haben beide Fälle eine gewisse Analogie: sowohl bei den normalen Gefässbündelanastomosen, als auch in den krankhaften Geschwulsten handelt es sich um Herstellung normaler Gefässbündelanschlüsse. Auch Vöchting nimmt bei der Erklärung des Zustandekommens jener Anschlüsse das gleitende Wachsthum in Anspruch, und dass dabei intercellulare Reizwirkungen, die nach seinen Untersuchungen durch die polare Differenzirung der Elemente herbeigeführt werden, eine Rolle spielen, steht wohl ausser Frage.

Die vorliegende Untersuchung wurde während des Wintersemesters 1897/98 im botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geh. Hofrath Prof. Dr. W. Pfeffer für die Fülle von Belehrung und Anregung, die mir dabei durch ihn zu Theil wurde, auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Leipzig, Juli 1898.

---

1) Vöchting, Transplantation am Pflanzenkörper, 1892, p. 136 ff.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIII.

Fig. 1. *Vicia Faba.* Tracheïde aus einer Gefässbündelanastome einer Stipula. Vergr. 250.

Fig. 2. *Impatiens Sultani.* Tracheïde aus einer Gefässbündelanastomose eines Blattes. Vergr. 250.

Fig. 3. *Galtonia candicans.* Längsschnitt durch ein Gefässbündel der Embryonalzone eines Blattes. Vergr. 250.

Fig. 4. *Freesia refracta.* Stück eines Tracheïdenstranges aus einem Blatte. Vergr. 250.

Fig. 5. *Vicia Faba.* Gefässe aus der Spitze einer eingegypst gewesenen Wurzel. Vergr. 300.

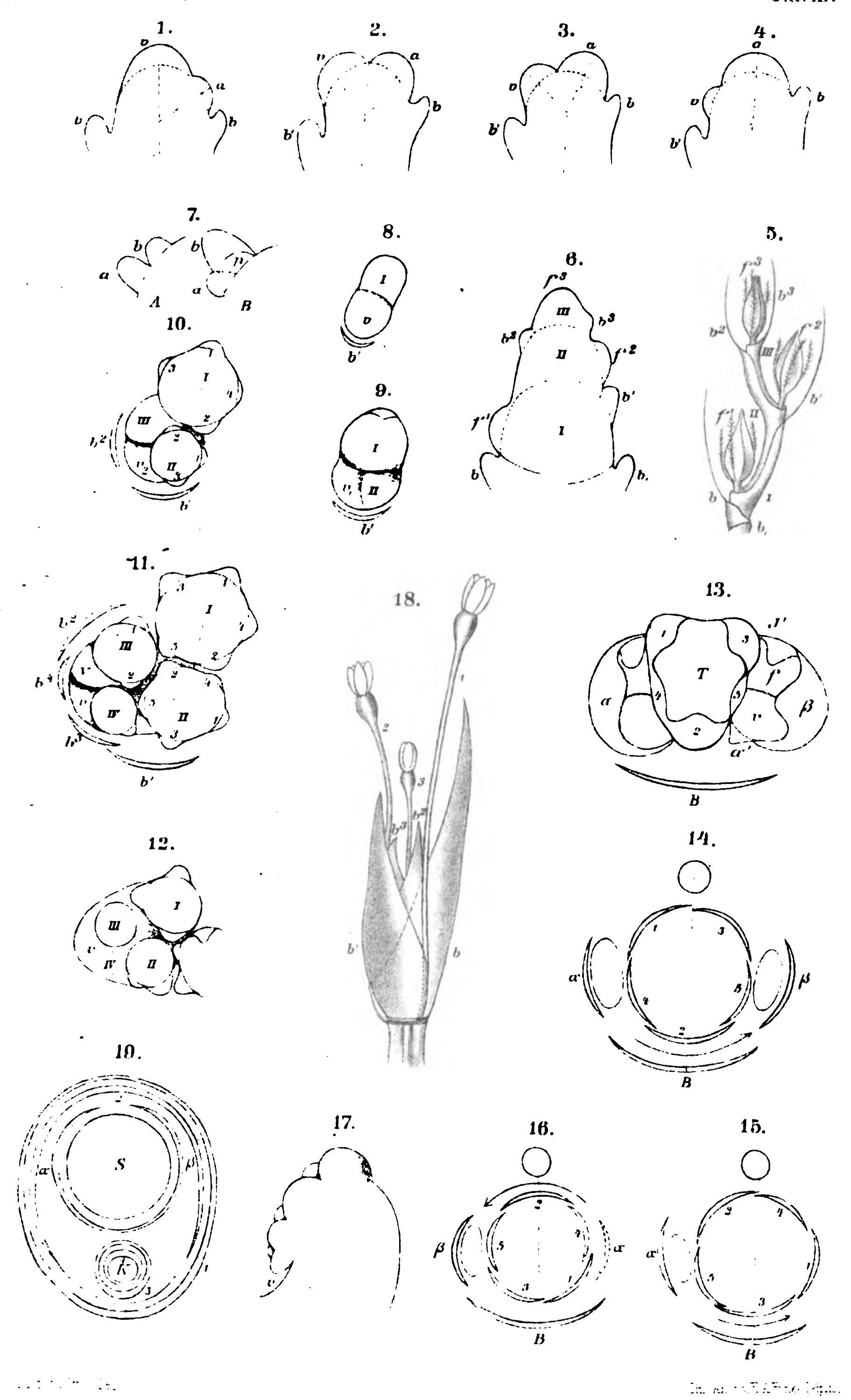
Fig. 6. *Vicia Faba.* Gefässe aus einer ebenso behandelten Wurzel, nach 18-stündiger Streckung. Vergr. 300.

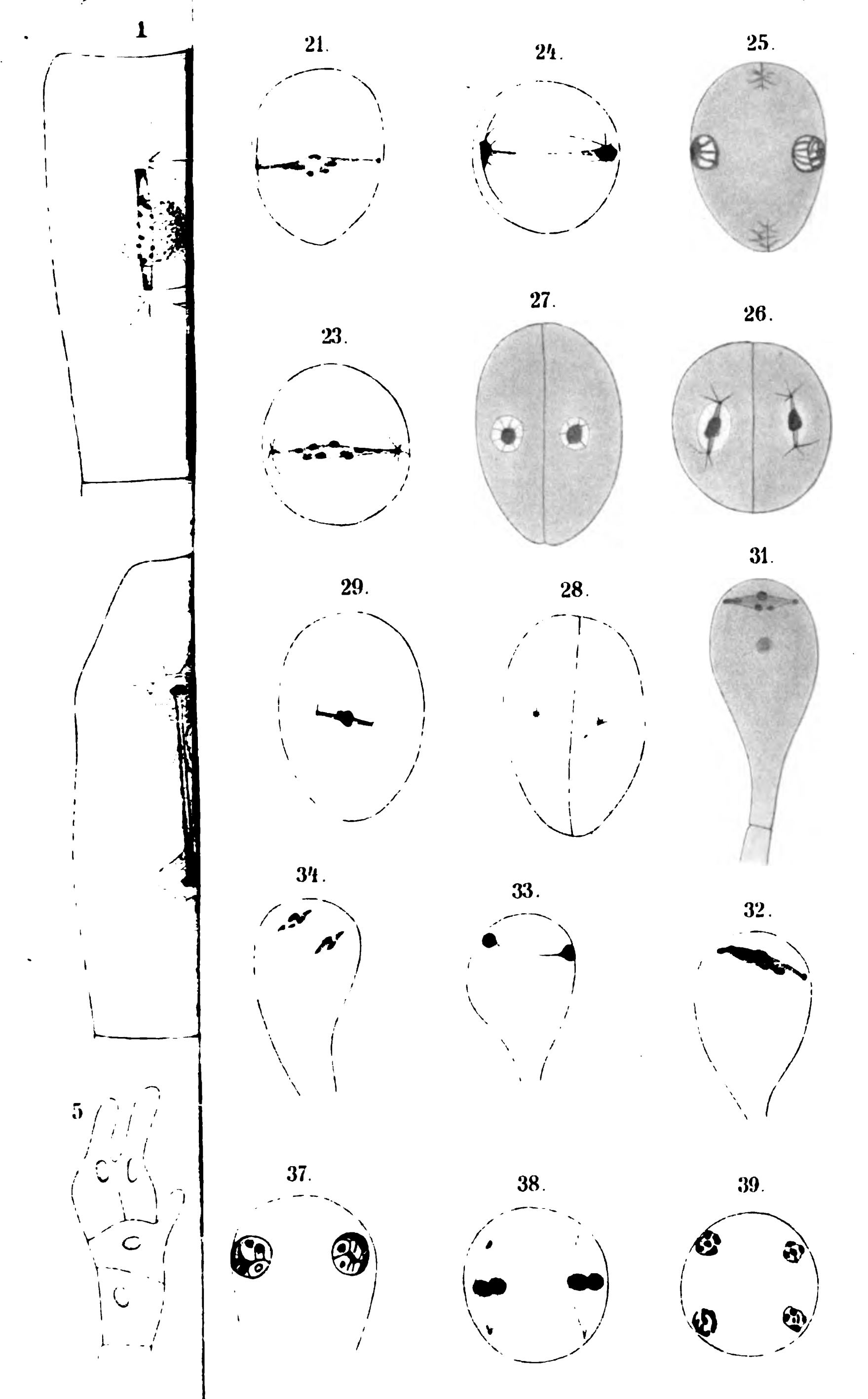
Fig. 7. *Ricinus communis.* Gefässbündelanastomose aus einem Kotyledon. Vergr. 250.

Inhalt

des vorliegenden 4. Heftes, Band XXXII.

Seite




1
5
21.
24.
25.
23.
27.
26.
29.
28.
31.
34.
33.
32.
37.
38.
39.

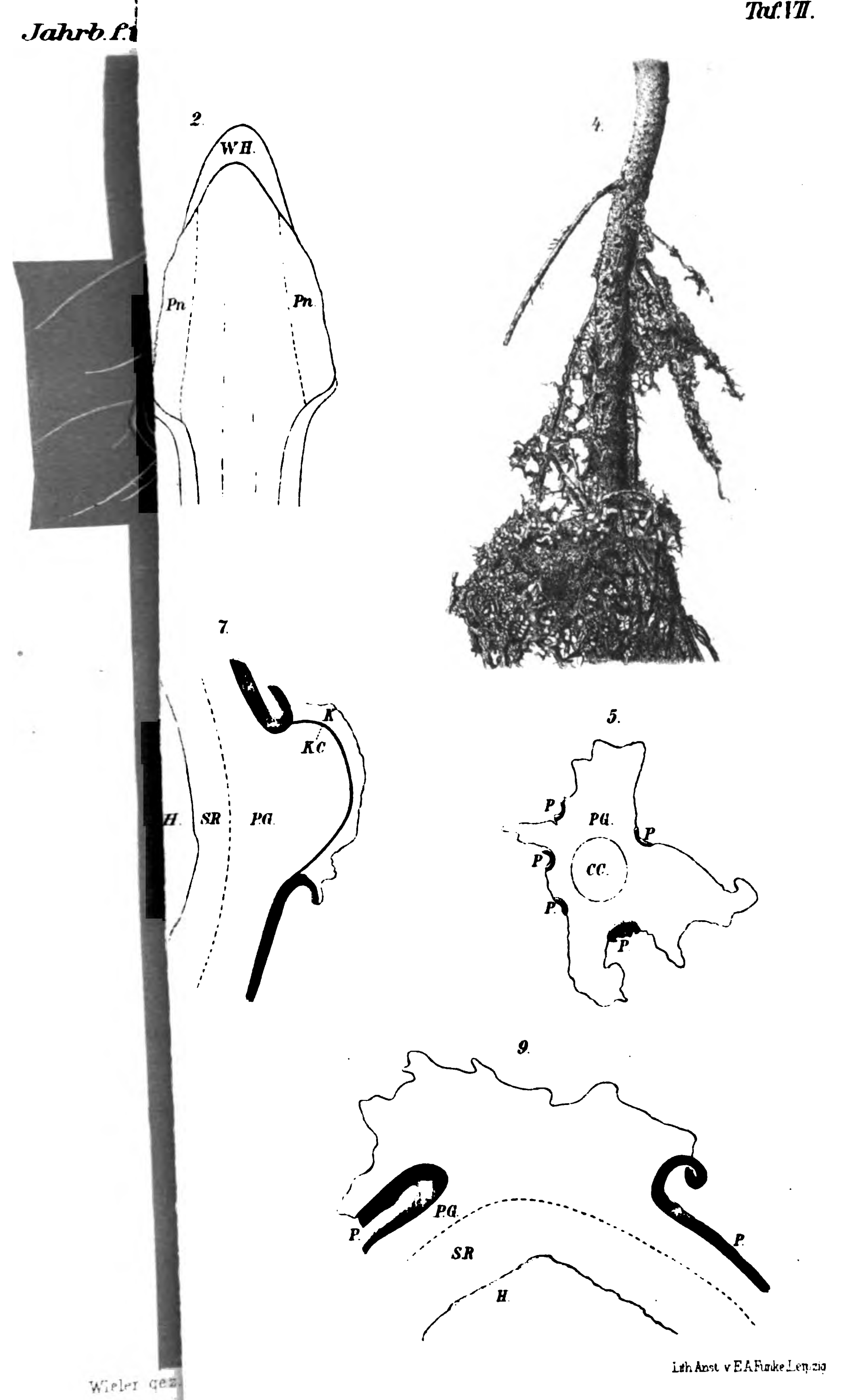


Bode phot.

LICHTDRUCK VON GEBR. PLETTNER, HALLE A. S.

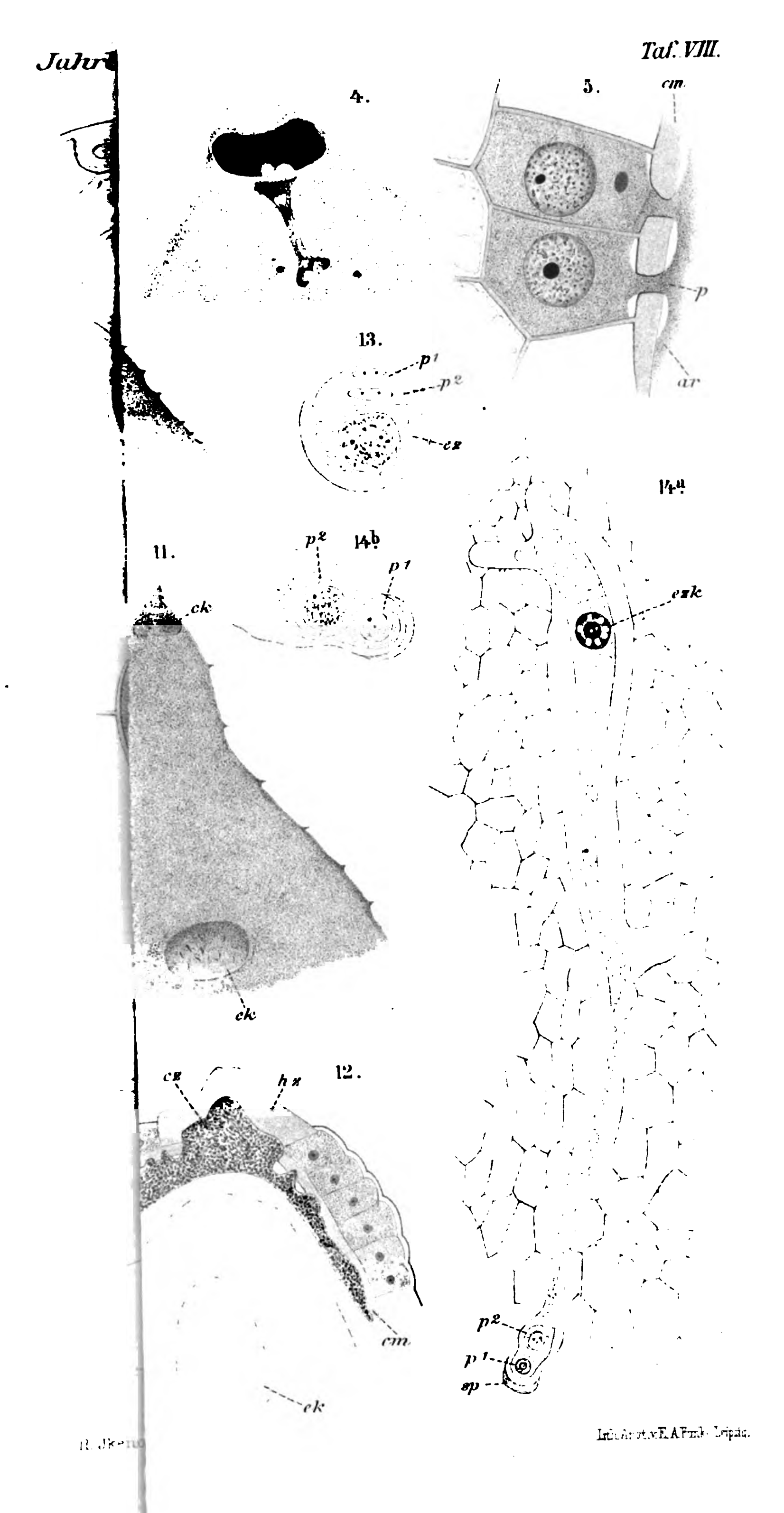


Bode phot. LICHTDRUCK VON GEBR. PLETTNER, HALLE A. S



Wieler gez.

Lith Anst. v E.A.Funke Leipzig



R. Jkeno

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.



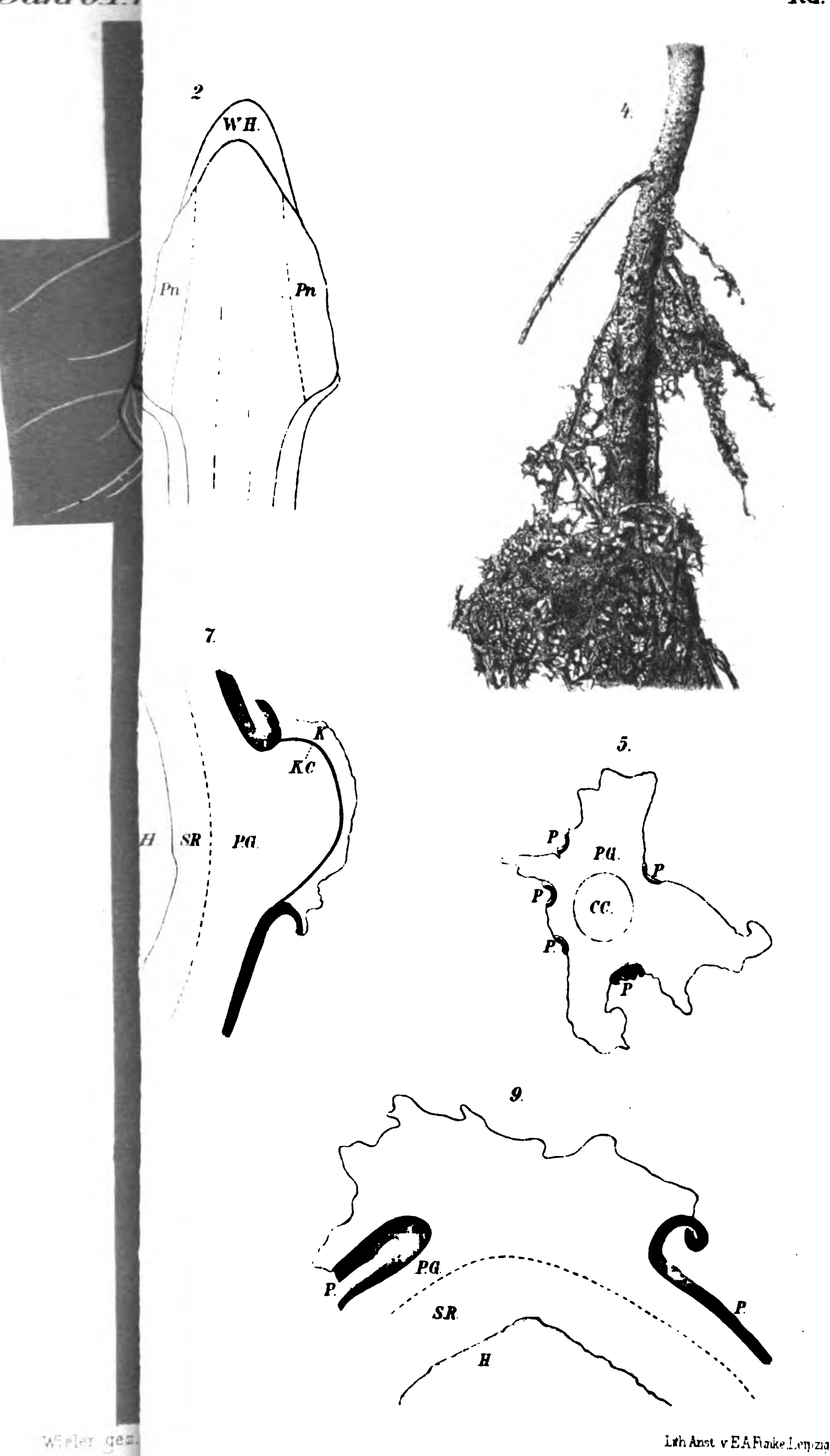
Bode phot.

LICHTDRUCK VON GEBR. PLETTNER, HALLE A. S.



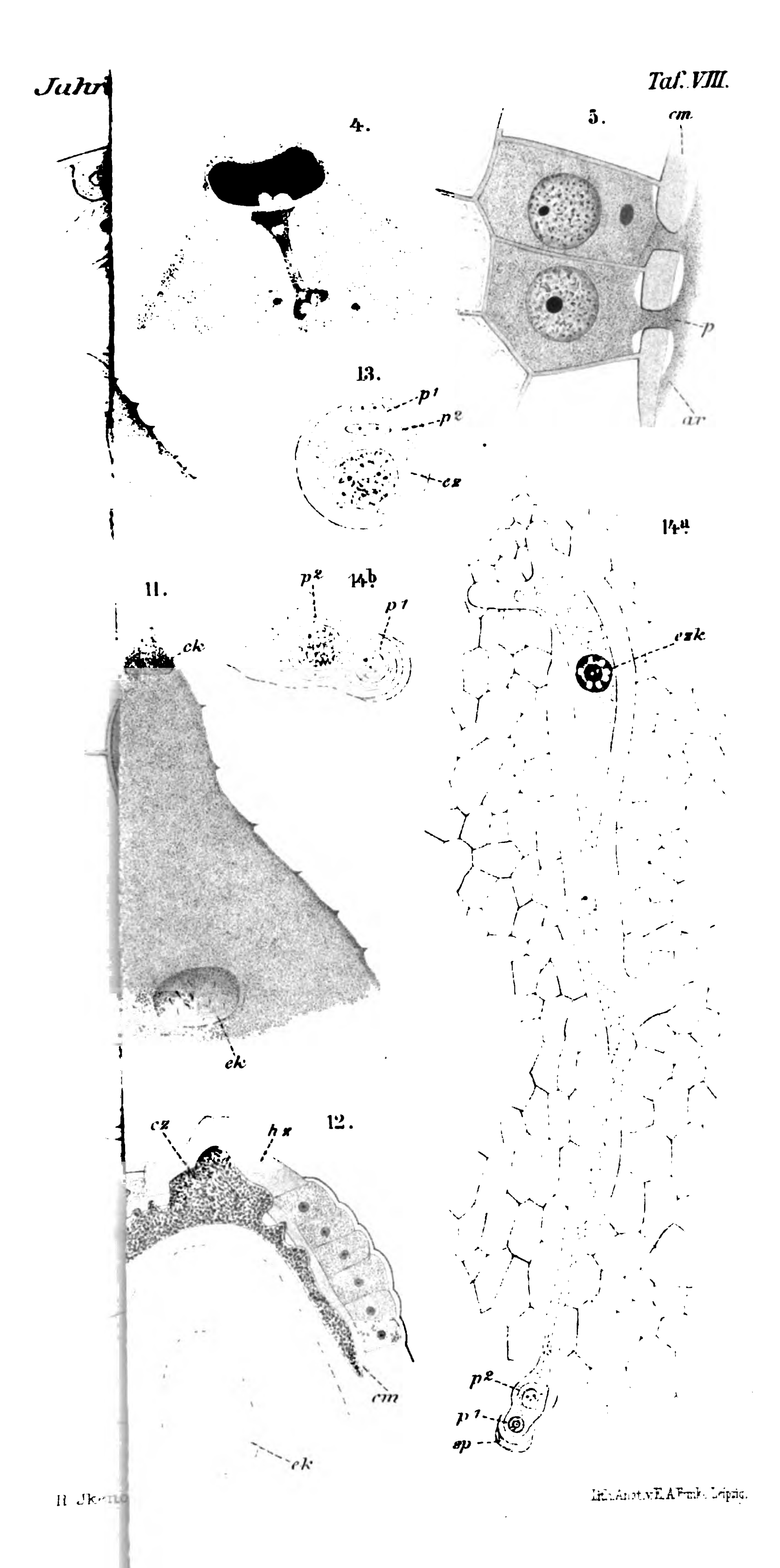
Bode phot.

LICHTDRUCK VON GEBR. PLETTNER, HALLE A. S



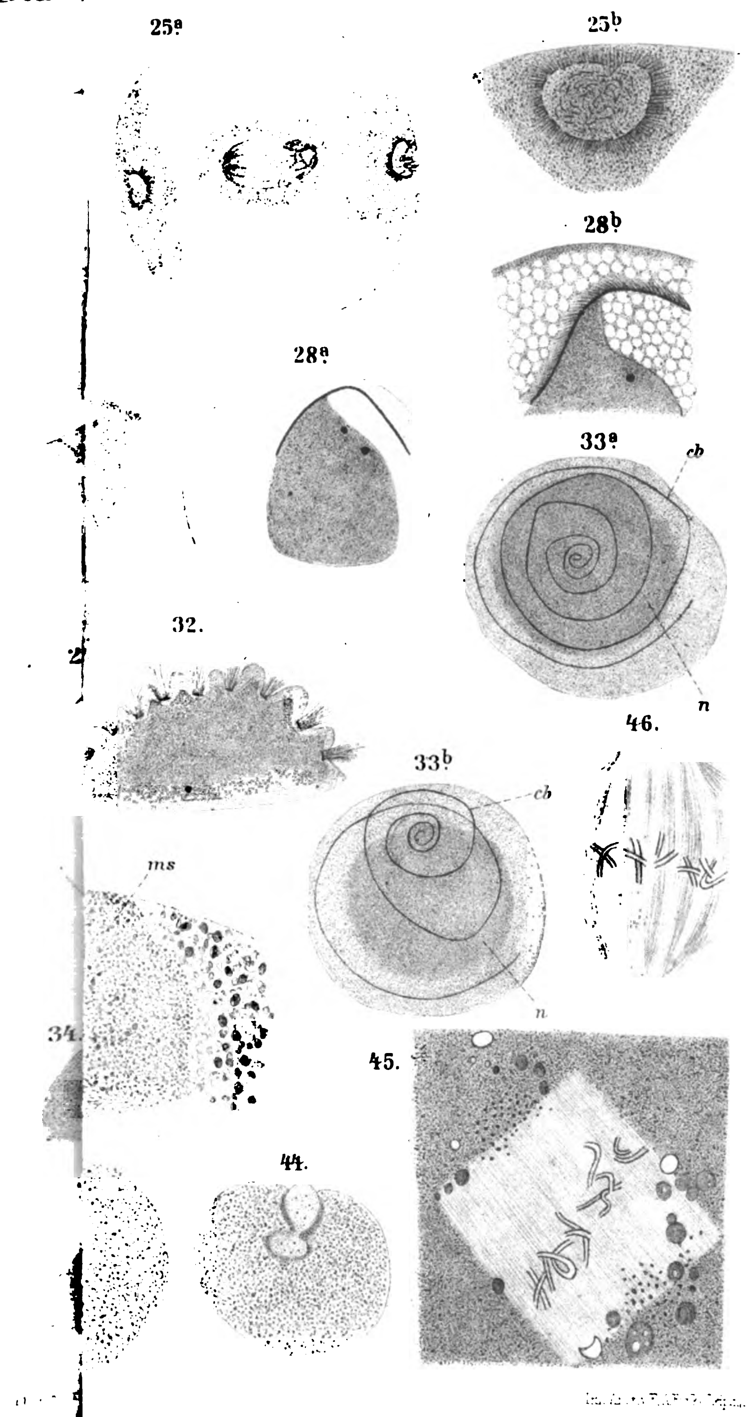
Wieler gez.

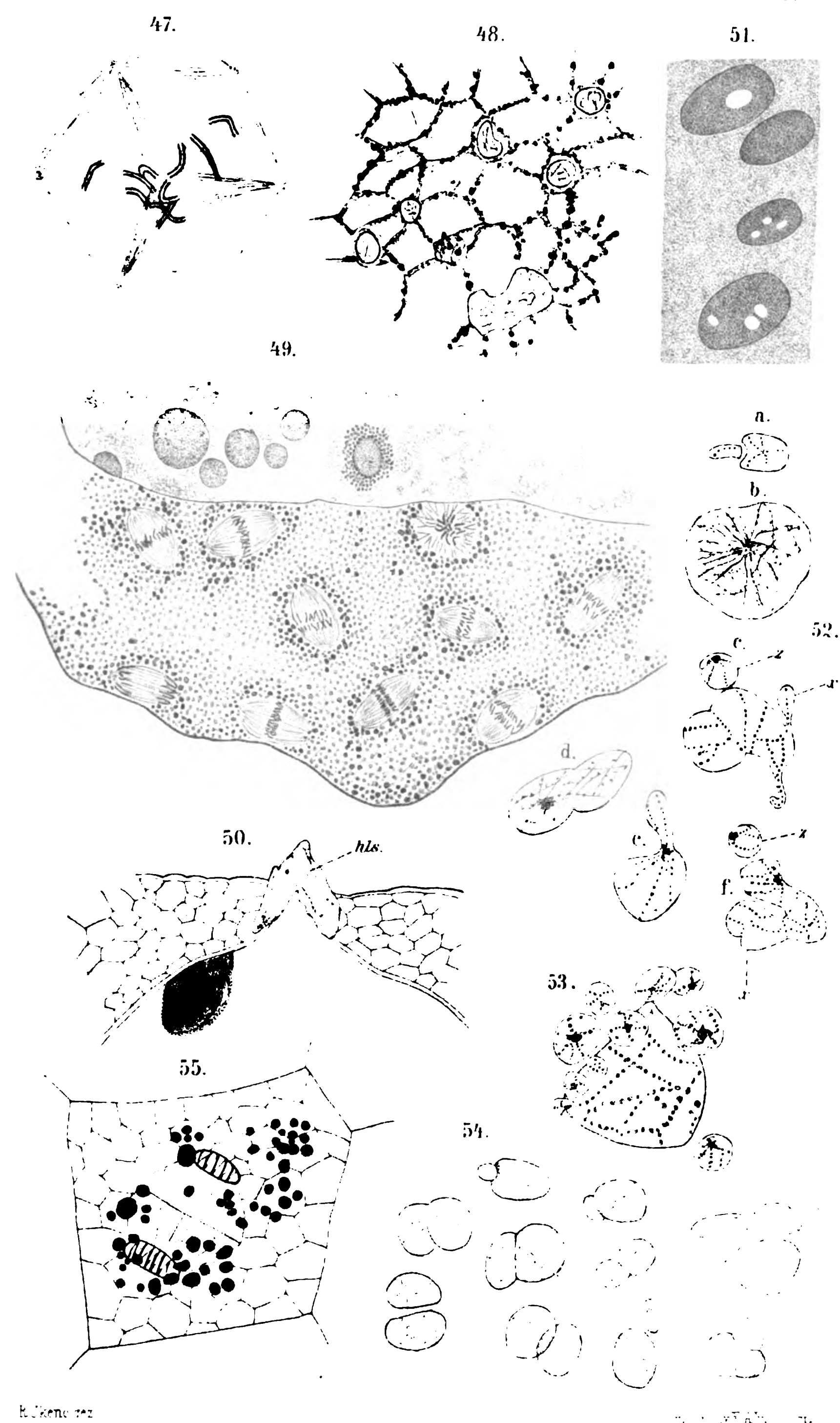
Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig.



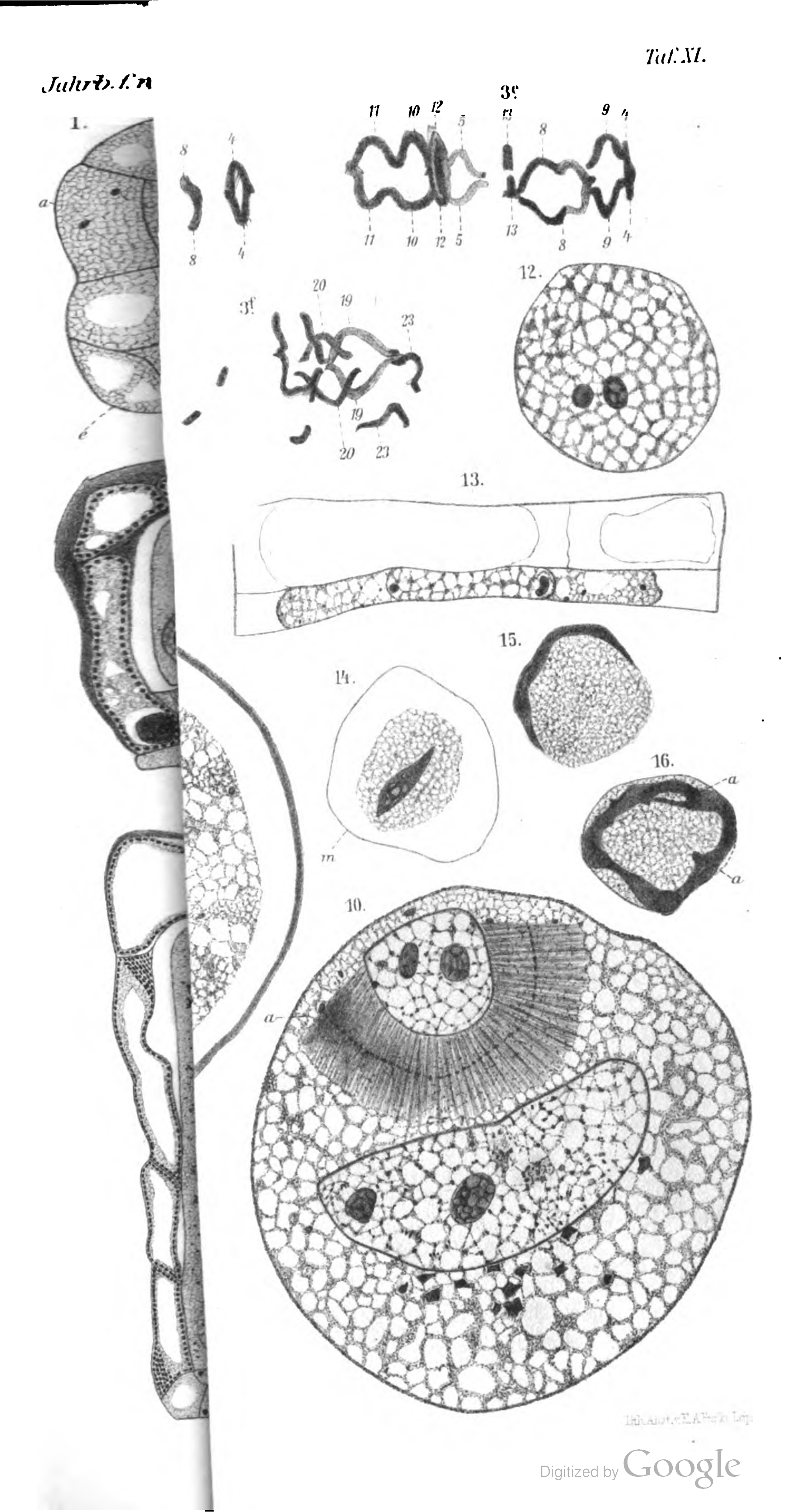
H. Jkeno

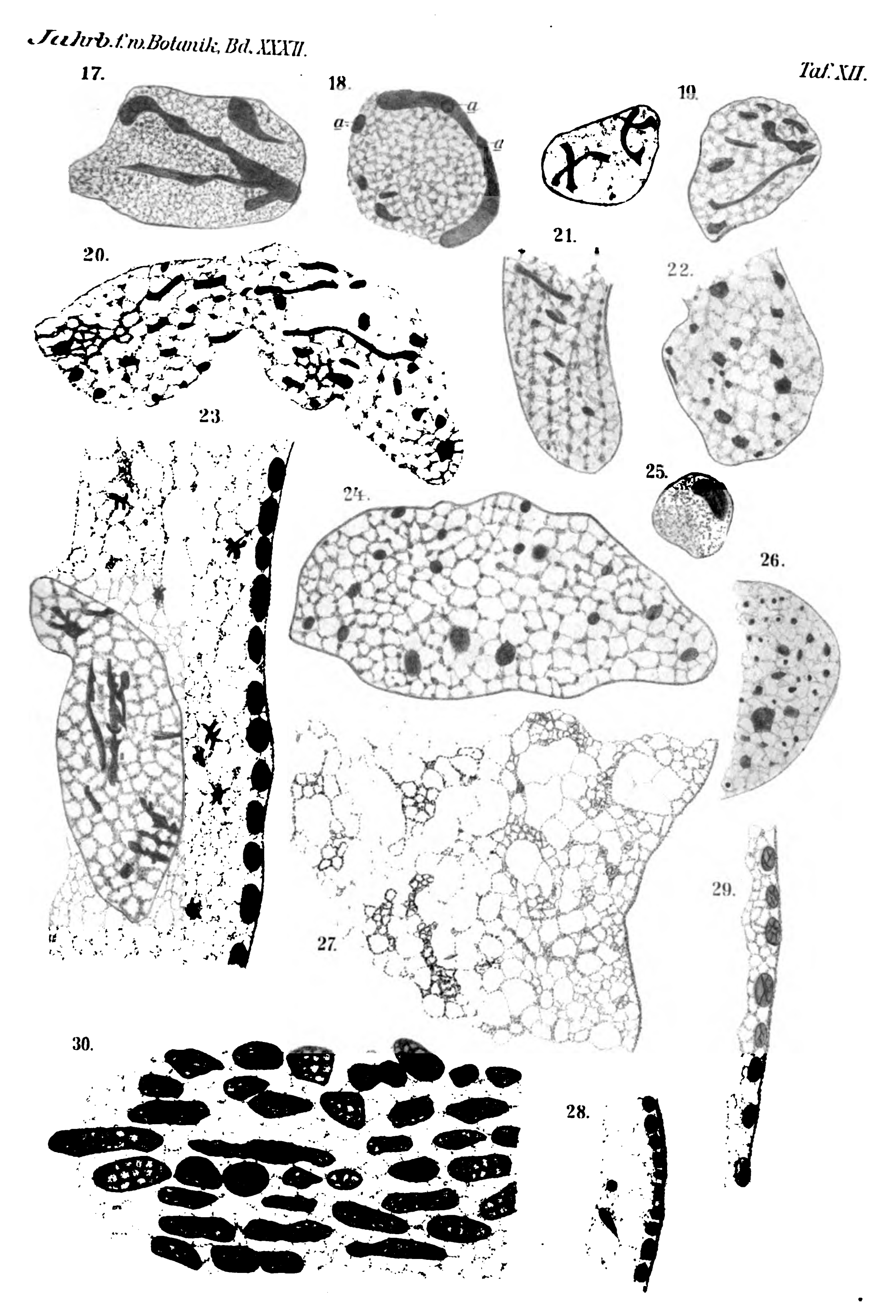
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.


25a.
25b.
28b.
28a.
33a.
cb
n
32.
46.
33b.
cb
ms
n
34.
45.
44.



E. Kene ... gez.


1.
a
e
8
4
8
4
11
10
12
5
3g
13
8
9
4
11
10
12
5
13
8
9
4
3f
20
19
23
19
20
23
12.
13.
14.
m
15.
16.
a
a
10.
a


17.
18.
a
a
a
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
29.
30.

3.

r

r

sp rg spg

4.

1.

2.

7.

6.

5.

m r

m r



